P 260 C3 2 Ex

ISBN 2-85653-102-4

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre
TOME XLII

Brigitte LANGE-BADRÉ

LES CRÉODONTES (MAMMALIA) D'EUROPE OCCIDENTALE DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR A L'OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)
—
1979

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C 3

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome XLII

LES CRÉODONTES (MAMMALIA) D'EUROPE OCCIDENTALE DE L'ÉOCÉNE SUPÉRIEUR A L'OLIGOCÉNE SUPÉRIEUR

par

Brigitte LANGE-BADRÉ *

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 7

Chapitre I : GÉNÉRALITÉS 9

Introduction 9
Matériel 10
Techniques 11
Nomenclatures 13

Chapitre II : A PROPOS DE LA CLASSIFICATION ADOPTÉE 17

Chapitre III : ÉTUDE SYSTÉMATIQUE 21

Première Partie : La sous-famille des Proviverrinae 21

Introduction 21
Genre *Cynohyaenodon* 22
Cynohyaenodon cayluxi 22
Description 23
Crâne 23
Moulage endocrânien 26
Mandibule 30
Denture 30
Affinités 33
Genre *Prototomus* 34
Prototomus minor ? 35
Description 36
Mandibule 36
Crâne 36
Denture 37
Discussion 40
Prototomus cf. minor ? 42
Prototomus bulbosus ? 42

* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Description 43
Denture 43
Affinités 43
Genre *Paracynohyaenodon* 43
Paracynohyaenodon schlosseri 44
Description 44
Affinités 45
Genre *Quercytherium* 46
Quercytherium tenebrosum 46
Description 47
Denture 48
Affinités 50
Quercytherium simplicidens 50
Description 50
Crâne 50
Denture 52
Discussion 53
Conclusion sur les Proviverrinae 54

Deuxième Partie : La sous-famille des Hyænodontinae 55
Introduction 55
Genre *Pterodon* 55
Pterodon dasyuroides 56
Description 57
Crâne 57
Mandibule { 1 dentaire ..... 66 ; 2 reconstitution de la musculature masticatrice 67
Denture 68
Moulage endocrânien 73
Pterodon dasyuroides et les autres espèces de *Pterodon* 79
Évolution et relations interspécifiques 81
Genre *Parozyaena* 84
Parozyaena galliae 84
Description 85
Denture 86
Affinités 87
Genre *Parapterodon* 88
Parapterodon lostangensis 88
Description 88
Denture 89
Affinités 90
Genre *Schizophagus* 90
Schizophagus dilatatus 90
Description 91
Denture 91
Mandibule 92
Affinités 92
Genre *Hyaenodon* 93
Généralités 94
Crâne 96
Moulage endocrânien 111
Mandibule 114
Denture 119
Espèces ludiennes 126
Hyaenodon requieni 126
Description 127
Denture 127
Affinités 128

Source : MNHN, Paris

Hyaenodon gervaisi 130
Description 131
Denture 131
Discussion 133
Affinités 134
Hyaenodon brachyrhynchus 136
Discussion 137
Description 138
Denture 138
Variabilité 139
Répartition stratigraphique et évolution 140
Hyaenodon heberti 141
Description 141
Mandibule 141
Denture 142
Affinités 143
Hyaenodon minor 144
Description 145
Denture 145
Évolution 146
Hyaenodon rossignoli 149
Description 149
Denture 149
Affinités 150
Espèces stampiennes 150
Hyaenodon dubius 150
Discussion 151
Description 151
Denture 152
Affinités 153
Hyaenodon leptorhynchus 154
Description 155
Denture 155
Répartition stratigraphique et évolution 155
Affinités 156
Hyaenodon caylluxi 157
Description 157
Affinités 157
Hyaenodon exiguus 158
Description 159
Denture 159
Répartition stratigraphique et évolution 160
Affinités 160
Hyaenodon filholi 161
Description 161
Denture 161
Affinités 162
Genre *Paenoxyaenoides* 163
Paenoxyaenoides ligurior 164
Description 164
Denture 164
Affinités 165
Genre *Consobrinus* 167
Consobrinus quercyi 167
Description 167
Crâne 167

Source : MNHN, Paris

Denture 168
Discussion 169
Genre *Apterodon* 169
Apterodon gaudryi 170
Description 170

Troisième Partie : La sous-famille des Limnocyoninae 171

Introduction 171
Genre *Thereutherium* 171
Thereutherium thylacodes 171
Description 172
Crâne 172
Mandibule 175
Denture 175
Affinités 177

Chapitre IV : CONCLUSIONS 180

Les Hyænodontidae et la biostratigraphie de la fin du Paléogène 181
Les Hyænodontidae et la paléogéographie de l'Europe 184
Les tendances évolutives des Hyænodontidae 187

BIBLIOGRAPHIE 193

ANNEXES 197

DIAGRAMMES 203

PLANCHES 253

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Monsieur le Professeur J. Piveteau, membre de l'Institut, après m'avoir initiée à la Paléontologie des Vertébrés, m'a fait l'honneur de me compter au nombre de ses élèves en me proposant le sujet de cette thèse. Il m'a fait inlassablement profiter de son expérience et de ses conseils, accordant toujours une extrême attention et une grande bienveillance à mes travaux.

J'exprime ma reconnaissance à Monsieur le Professeur R. Hoffstetter pour avoir consenti à succéder, en tant que directeur de recherche, à Monsieur le Professeur Piveteau. Ce changement de tutelle s'est révélé dépasser la simple formalité administrative et fut la source d'un enrichissement, en m'incitant à l'examen de certains problèmes.

Monsieur le Professeur Ch. Devillers, par son enseignement et ses critiques, a contribué à l'approfondissement de mes réflexions personnelles. Je le remercie d'avoir accepté de participer à mon jury et considère sa présence comme une marque de l'intérêt qu'il ne cesse de me porter depuis plusieurs années.

Monsieur le Professeur J.-P. Lehman, après m'avoir donné toutes facilités pour étudier les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et mis à ma disposition une aide technique, a bien voulu faire partie de mon jury. Qu'il me permette de lui exprimer ma reconnaissance.

Je tiens à remercier vivement Monsieur le Professeur Ch. Pomerol, de sa participation en tant que membre du jury.

J'adresse des remerciements à tous les directeurs et conservateurs des collections paléontologiques de France et de l'étranger, pour m'en avoir facilité l'étude : MM. les Professeurs Hürzeler à Bâle, Crusafont à Barcelone, Van de Poel et Boné à Louvain, Sutcliffe à Londres, de Beaumont à Genève, Fahlsbuch à Munich, Baird à Princeton, Tedford à New York.

Je remercie les nombreux collègues français et étrangers pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont toujours réservé et les discussions que nous avons échangées.

J'associe dans la même reconnaissance toutes les générations d'étudiants qui m'ont accompagné sur le terrain pendant plusieurs années.

Enfin, ce travail n'aurait pas pu être mené à son terme, sans la collaboration efficace des techniciens du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine de l'Université P. et M. Curie et du L.A. 12 du C.N.R.S., particulièrement Madame Molin qui, par sa haute conscience professionnelle et son dévouement, a largement contribué à sa réalisation et sa présentation matérielles.

A tous ceux qui, par leurs critiques, leurs suggestions, leurs sacrifices personnels et leur patience, ont soutenu mes efforts et m'ont encouragée à persévérer, j'adresse un très grand merci.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS

INTRODUCTION

Les Créodontes sont des Mammifères placentaires à denture essentiellement adaptée à un régime insectivore ou carnivore. Prédateurs par définition, ils ont joué au Paléogène un rôle important dans les faunes mammaliennes de l'hémisphère boréal, leur épanouissement précédant celui des Carnivores fissipèdes modernes.

Ils sont connus uniquement à l'état fossile. Les premiers restes furent découverts en 1836 par d'Orbigny qui les attribua à une loutre. Cependant, il faut attendre une trentaine d'années plus tard pour que soit reconnue l'individualité du taxon Creodonta. Presqu'en même temps, aux environs de 1875, Cope aux États-Unis et Filhol en France, contribuent à faire connaître diversement ces carnassiers. Mais, en ce temps-là, les communications intercontinentales sont lentes et la recherche scientifique ne profite guère des échanges internationaux. Les deux savants ignorent tout de leurs travaux réciproques. C'est ainsi que le terme de Créodontes n'apparaît pas sous la plume de Filhol qui pourtant en récolta de nombreux spécimens.

Pour la période de l'Éocène supérieur à l'Oligocène moyen, la plupart des Créodontes, dont beaucoup de types, sont connus pour provenir des phosphorites du Quercy, célèbre ensemble fossilifère au nom évocateur d'un Paradis perdu ou d'un Eldorado paléontologique. Un siècle s'est écoulé depuis que Filhol (1877) a publié ses « Recherches sur les Phosphorites du Quercy » dans lesquelles il présente la synthèse de ses observations sur les faunes ayant peuplé le rebord occidental du Massif Central, à la fin du Paléogène. Depuis, bien des paléontologues, et non des moins éminents, ont rêvé voir ces ossements, accumulés en si grande quantité, se rassembler et reprendre vie comme Ezéchiel prophétisant sur les squelettes desséchés et épars dans la vallée du Kebbar. Comment en présence de tant de restes, ne pas être tenté de reconstituer des paysages bruissants de vie qui contrasteraient avec les actuels plateaux arides et desséchés, aux reliefs insidieusement modelés par l'érosion karstique, vieille de plusieurs millions d'années ! L'exploitation des phosphates est à l'origine des découvertes fossilifères quercynoises, mais après vingt-cinq années le pays caussenard retourne à la solitude et à l'oubli. Les fossiles exhumés en acquièrent plus de valeur et sont dispersés à travers le monde. Pourtant leur intérêt décroît rapidement. La conservation exceptionnelle des spécimens ne parvient pas à minimiser cette immense lacune que constitue l'absence de localisation stratigraphique.

Alors naquit l'idée de réviser les Créodontes des phosphorites du Quercy. Rapidement ce cadre se révèle trop étroit ; mais il apparaît qu'en l'élargissant à tous les gisements d'Europe occidentale ayant livré des restes de Créodontes peu ou prou contemporains, il est possible de suppléer en partie au manque de données biostratigraphiques et d'aborder les problèmes de phylogénie. Au Paléogène, la province européenne, de la Mer Ouralienne à l'Est, à l'Atlantique à l'Ouest, présente des caractères bien marqués, justifiant le choix de ces limites géographiques.

Envisagé dans une telle perspective, ce travail n'est pas sans précédent. Au début de ce siècle, Martin (1906) tente déjà de brosser un tableau des Créodontes européens de l'Éocène supérieur et de

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

l'Oligocène inférieur, mais son essai de synthèse est timide et donne une image très incomplète de la diversité et de l'évolution des espèces.

MATÉRIEL

La présente étude ne porte que sur les crânes, les mandibules et les dents. Le squelette post-crânien présente encore beaucoup d'incertitudes quant à sa détermination spécifique, aussi a-t-il été laissé provisoirement de côté ; il fera l'objet de travaux ultérieurs.

FIG. 1. — Localisation géographique et stratigraphique des principaux gisements de Créodontes dans les Phosphorites du Quercy.

— Ludien inférieur (Horizon d'Euzet-les-Bains)
✚ Ludien moyen (Horizon de La Débruge)
● Ludien supérieur (Horizon de Montmartre)
✕ Stampien inférieur (Horizon de Ronzon)
□ Stampien moyen (Horizon de Montalban)
O Fin Stampien moyen.

Le matériel des phosphorites du Quercy provient en majeure partie des anciennes récoltes de Filhol, Rossignol et Javal. Leurs collections ont connu des aléas divers et se sont trouvées dispersées dans différents musées nationaux et internationaux. A ce fonds ancien s'ajoutent les spécimens trouvés

Source : MNHN, Paris

depuis une dizaine d'années lors des fouilles entreprises dans les anciennes exploitations abandonnées par les équipes des R.C.P. 127 et 311 : Saléme, Lostange, Perrière, Aubrelong, Mas-de-Got, Itardios, Rigal-Jouet, Pech-Desse, Pech-du-Frayssе. Les Créodontes y sont souvent demeurés rares. Aucun matériel nouveau n'a été récolté pour plusieurs espèces. La figure 1 donne l'emplacement de ces localités et de celles, anciennes, dont le nom revient fréquemment dans les publications antérieures de Filhol, Schlosser, Martin... Ces derniers lieux sont cités à titre indicatif car ils ont une valeur topographique et non stratigraphique. En outre, les recherches récentes infirment l'hypothèse de Gèze (1938) selon laquelle l'âge des gisements s'échelonnerait d'Ouest en Est, au fur et à mesure du recouvrement du remplissage karstique par la transgression aquitanienne.

Au total, tous les Créodontes européens conservés dans les collections suivantes ont été examinés :

— Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris (Qu.)
— Département des Sciences de la Terre, à Lyon (n° 7..)
— Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon
— Laboratoire de Géologie de l'Université St-Charles, à Marseille (Pq.)
— Musée d'Histoire Naturelle de Marseille (Ma.)
— Musée d'Histoire Naturelle de Montauban (Mo.)
— Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier (ACQ ou UM)
— Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse (To.)
— Musée d'Histoire Naturelle du Puy (LP.)
— Musée d'Histoire Naturelle de Genève (Ge Qu.)
— Naturhistorisches Museum de Bâle (Qu B.) et (Qu C.)
— British Museum of Natural History, à Londres (B.M.)
— Laboratoire d'Actuozoologie de l'Université catholique de Louvain (PLV.)
— Université de Princeton (PU)
— American Museum of Natural History (AMNH)
— Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
— Collection personnelle J. Piveteau.

Chaque fois qu'il a été nécessaire de faire allusion à une pièce précise et de la désigner sans ambiguïté, les références propres à chaque lieu de conservation, qui figurent ci-dessus entre parenthèses, ont été utilisées.

TECHNIQUES D'ÉTUDES

Ce travail n'a requis l'emploi d'aucune technique particulière ou inédite en Paléontologie. La qualité du matériel se prêtait aux études d'Anatomie comparée dont la plupart des genres n'avaient pas fait l'objet, ou l'avaient fait de façon fragmentaire, jusqu'à présent. Ce n'est pas la seule raison pour laquelle nous avons accordé à la partie descriptive une place importante, mais aussi dans le but de lui conférer une portée phylétique. Très souvent, la phylogénie, telle qu'elle est pratiquée actuellement en paléomammalogie, s'appuie seulement sur l'évolution des cuspides dentaires. Or ne devrait-elle pas reposer sur des bases anatomiques les plus larges possibles et intégrer les données fournies par l'ostéologie ? A cet égard, le crâne occupe une position privilégiée par les informations qu'il dispense. Il garde imprimées les empreintes d'organes appartenant à des systèmes très différents comme l'appareil digestif, les organes des sens, l'appareil circulatoire et les centres nerveux supérieurs. En conséquence, il donne accès à une certaine connaissance de la vie de relation et de nutrition.

Les radiographies de mandibules ont été réalisées au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle par J. P. Gasc. Des résultats très inégaux ont été obtenus à cause de la forte minéralisation de spécimens. La technique radiographique couramment utilisée en Paléon-

Source : MNHN, Paris

tologie humaine s'emploie rarement pour les autres Mammifères fossiles ; elle gagnerait à être généralisée afin de développer le domaine comparatif et permettre l'étude de certains faisceaux musculaires par le biais des traces de leur action modelante. Cependant, il est possible de se référer à l'organisation de la musculature masticatrice et à la structure mandibulaire des familles de Carnivores actuels, grâce aux travaux de Gaspard (1971) dont nous avons utilisé les résultats, pour interpréterles observations faites chez certains Créodontes.

Les mesures de longueur exprimées en millimètres ont été effectuées, à l'aide d'un pied à coulisse gradué à 0,05 mm. L'ensemble des résultats est consigné sur des diagrammes de variations de la largeur par rapport à la longueur, qui ont été établis pour chaque dent jugale, à l'exclusion des premières prémolaires souvent manquantes et, par conséquent, trop peu nombreuses pour pouvoir donner l'ordre de grandeur de leur variabilité. Les fréquentes altérations de l'émail dentaire, au cours de la fossilisation, et le chevauchement partiel des dents dans une même rangée, introduisent un pourcentage d'erreur non négligeable dont nous avons tenu compte dans la représentation graphique, en adoptant une précision de 0,1 mm.

Les diamètres antéro-postérieur et vestibulo-lingual ont toujours été mesurés au maximum, au-dessus des collets dentaires (fig. 2).

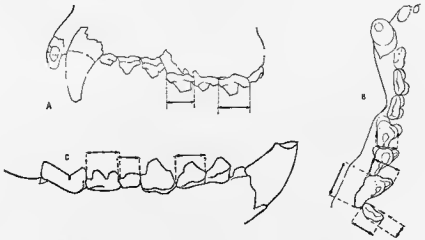


Fig. 2. — Schéma montrant la prise des mesures dentaires : A, diamètre antéro-postérieur sur un maxillaire de *Pterodon dasyuroides* ; B, diamètre vestibulo-lingual sur un maxillaire de *Pterodon dasyuroides* ; C, diamètre antéro-postérieur sur une mandibule de *Hyaenodon gervaisi*.
Les pointillés symbolisent les pointes des branches du pied à coulisse.

Les longueurs totales des séries de prémolaires et de celles des molaires sont mesurées au ras des alvéoles, ce qui permet d'inclure les mâchoires partiellement édentées. La hauteur de la mandibule est prise arbitrairement entre P_4 et M_1.

Nous n'avons pas retenu la hauteur des cuspides, contrairement à la plupart de nos prédécesseurs, car il nous semble qu'elle ne peut avoir de signification qu'à stade d'usure dentaire égal. Or, d'une part, les dents jugales des Créodontes subissaient, très jeunes, une abrasion considérable, d'autre part, les stades d'usure ne peuvent être déterminés que de façon très relative et subjective.

Pour la mesure des angles, nous avons employé un rapporteur d'angle (Protracteur universel) avec vernier de 5'. La précision obtenue n'atteint certainement pas le degré, à cause de la difficulté d'orienter les dents dans un système standard de références déterminées à l'aide d'un niveau à bulle, pour l'horizontale et d'un fil à plomb, pour la verticale. Néanmoins les valeurs approchées mentionnées traduisent la réalité du déplacement des cuspides dentaires.

Source : MNHN, Paris

NOMENCLATURES

Tout travail descriptif requiert l'emploi de termes dont le sens soit préalablement connu et admis par la plupart, si ce n'est par tous les spécialistes. C'est pourquoi, ayant étudié les crânes et les dents, nous apportons quelques précisions sur les terminologies employées.

Nomenclature dentaire

La nécessité de décrire la morphologie dentaire de façon précise a suscité plusieurs nomenclatures qui ont toutes des avantages et des inconvénients. La terminologie adoptée ici est un compromis entre celle, traditionnelle, de Cope et d'Osborn et celle employée par Van Valen (1966) qui s'était inspiré des travaux de Vandebroek. Leur combinaison (fig. 3) permet de décrire la plupart des reliefs des molaires, en fonction de leur topographie.

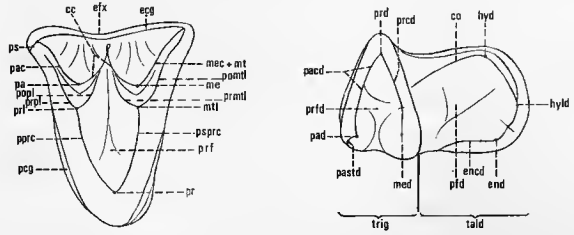


Fig. 3. — Terminologie utilisée dans la description des molaires (d'après Van Valen, 1966) : A, molaire supérieure gauche.
cc., centrocrista ; ecg., ectocingulum ; efx, ectoflexus ; me., métacône ; mec., métacrista ; mtl., métaconule ; mt., métastyle ; pa., paracône ; pac., paracrista ; pog., précingulum ; pomtl., bras postmétaconule ; popl., bras postparaconule ; ppre., préprotocrista ; pr., protocône ; prf., protofossa, prl., paraconule ; prmtl., bras prémétaconule ; prpl., bras préparaconule ; ps., parastyle ; pspre., postprotocrista.

B, molaire inférieure droite.
c.o., crista obliqua ; enod., entocristide ; end., entoconide ; hyd., hypoconide ; hyld., hypoconulide ; med., métaconide ; pacd., paracristide ; pad., paraconide ; pastd., parastylide ; pfd., postfosside ; prcd., protocristide ; prd., protoconide ; prfd., préfosside ; tald., talonide ; trig. trigonide.

D'autre part, nous avons admis comme postulat que les cuspides des prémolaires et des molaires appartenant à la même rangée dentaire, peuvent être dénommées de façon identique d'après leur topographie. Cependant, nous avons adopté les termes d'éocône (= amphicône) et d'éoconide (= amphiconide) pour la principale cuspide vestibulaire des prémolaires.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — Échelle stratigraphique utilisée (d'après Ginsburg 1972c modifié) et corrélations

			Horizons-repères	Phosphorites du Quercy	Auvergne
Oligocène moyen et supérieur	Stampien		CODERET LA MILLOQUE		Coderet
			COURNON	Pech-du-Fraysse Pech-Desse	Cournon
			ÉTAMPES	Rigal-Jouêt	Antoingt
			MONTALBAN	Itardios Mas-de-Got, La Plante 2	La Sauvetat
Oligocène inférieur			VILLEBRAMAR		
			RONZON	Aubrelong 1	Ronzon
Éocène supérieur	Bartonien	Ludien	FROHNSTETTEN	Ste-Néboule Rosières 2, Lostange	
			MONTMARTRE		
			LA DEBRUGE	Perrière, Malpérié, Salème	
			EUZET-LES-BAINS	Memerlin *, Lamandine *	
		Marid-sien	ROBIAC		
		Auver-sien	LAUTREC		

* d'après les anciennes collections

Source : MNHN, Paris

entre les gisements à Créodontes d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur.

Aquitaine Provence-Pyrénées	Bassin de Paris	Espagne	Suisse Allemagne-Angleterre
Dieupentale			
La Milloque			
			Rickenbach
St-André			Gunzenheim
St-Henri			
St-Martin-de-Castelvi			
	Étampes		
Rabastens	La-Ferté-Alais		
La Combératière			
		Montalban	
Villebramar			Möhren 13
			Upper Hamstead Beds
			Meeresand
			Lower Hamstead Beds
	Lagny-Thorigny		Veringendorf
St-Capraise-d'Eymet			Frohnstetten
			Weissenburg 9
Villeneuve-la-Comptal,	Montmartre		Bembridge Lower Stones
Baby, Mas-St-Puelles			
La Débruge, St-Martin-			Upper Headon Beds
de-Villeréal			Möbren 2
			Lower Headon Beds
		Roc de Santa	
Fons 4			Gosgen, Moutiers
Fons 3			
			Egerkingen

Source : MNHN, Paris

Nomenclature ostéologique

Nous nous sommes efforcée de bannir les termes d'origine médicale et vétérinaire d'un emploi particulier, au profit de ceux couramment utilisés en Anatomie comparée. Parfois nous avons adapté, voire francisé, des locutions anglo-saxonnes faute d'équivalent français. Nous pensons l'avoir fait à bon escient, en justifiant leur choix.

Échelle chronologique

L'échelle stratigraphique utilisée dans ce travail, est celle préconisée par Ginsburg (1972c), modifiée (tab. 1 p. 14-15). Elle repose sur le principe de niveaux-repères successifs, constitués par des gisements à faunes variées et riches qui permettent des corrélations à distance. Ce système a l'avantage d'être souple et de pouvoir incorporer en permanence les nouveaux jalons découverts.

Dans la liste d'horizons proposés par Ginsburg, nous avons fait précéder Coderet, par Dieupentale et remplacé Rabastens par Étampes, mieux daté ; nous intercalons Montalban, gisement espagnol entre Villebramar et Étampes.

En ce qui concerne la limite Éocène-Oligocène, elle a déjà soulevé de nombreuses controverses qu'il ne nous paraît pas nécessaire de poursuivre. A la suite de Stehlin (1909), Cavelier (1965, 1968, 1972), Blondeau et *alii* (1965) et Brunet (1975) ont développé des arguments prouvant qu'un renouvellement faunique important dans les domaines marins et continentaux était intervenu au même moment dans le bassin franco-anglo-germanique (entre marnes bleues de Pantin et argiles vertes de Romainville, dans le Bassin de Paris) et l'Aquitaine. A leur tour, les Créodontes apportent des arguments en faveur de la position de cette limite stratigraphique de premier ordre qui fait coïncider les données de la Paléontologie, de la Sédimentologie et de la Paléogéographie.

Abréviations

E : Ecart-type
L : Longueur
LM : Longueur de la série des molaires
LP : Longueur de la série des prémolaires
LT : Longueur totale de la série de dents jugales
LV : Limites de variation
l : Largeur
M : Moyenne
max : maximum
min : minimum
M.N.H.N. : Muséum national d'Histoire naturelle
N : Nombre d'individus
ta^d : talonide
tr^d : trigonide

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

A PROPOS DE LA CLASSIFICATION ADOPTÉE

Le titre « Les Créodontes d'Europe occidentale... » pose d'emblée le problème de la signification et de la validité du taxon Creodonta.

La nature euthérienne des Créodontes ne fut pas admise sans discussion ; soutenue par Blainville (1841-42) et Gervais (1848-52) entre autres elle fut controversée par Pomel (1846), Gaudry (1878) et Wortman (1901-02), partisans d'une origine didelphe, voire subdidelphe. Filhol (1866) tranche le débat avec la découverte d'un museau de *Hyaenodon* portant la denture permanente sous la lactéale selon le mode de remplacement habituel des Placentaires.

Lors de sa création par Cope (1875a), Creodonta désigne un modeste sous-ordre de l'ordre des Insectivores. Il comprend les genres *Ambloctonus*, *Oxyaena*, *Stypolophus*, *Didymictis*, *Pterodon* et *Palaeonictis* ; *Hyaenodon* et la famille des Hyaenodontidae en sont exclus. Depuis un siècle, de nombreuses et importantes variations sont intervenues tant dans la compréhension des Créodontes que dans leurs rapports avec les autres taxa placentaires. Plusieurs dénominations de même rang ou de rang différent ont été proposées dans des acceptions variées. Il est hors de propos d'exposer, *in extenso*, ces fluctuations qui nécessitent des rappels historiques et théoriques développés, disproportionnés avec la révision ponctuelle dans l'espace et dans le temps des genres et espèces européens. Seules les grandes lignes sont rappelées ici, afin de situer le cadre systématique choisi (tabl. 2 p.18). Il est évident que la place et les relations des différents taxa ne peuvent être discutées qu'après une étude générale approfondie, dans la perspective de retracer l'histoire évolutive du groupe.

Récemment, Van Valen (1966, 1967b) a longuement disserté sur le contenu et les sens de Creodonta, aucun ne lui paraissant satisfaisant à cause, soit des conceptions phylétiques de leur auteur, soit des émendations successives. En effet, le sous-ordre des Creodonta Cope a été amputé successivement des Miacidae rapportés aux Fissipèdes, des Arctocyonidae et des Mesonychidae rattachés aux Condylarthres. Le maintien de la dénomination primitive semble incompatible à Van Valen puisqu'elle ne répond plus à la définition de son créateur ; par conséquent, elle doit perdre sa valeur de taxon, mais peut subsister dans le langage courant pour désigner les Carnivores placentaires primitifs, non Fissipèdes. En remplacement, Van Valen (1966) crée Deltatheridia, dérivé du genre *Deltatheridium*, du Crétacé supérieur de Mongolie, un des représentants primitifs de la famille, supposée ancestrale, des Palaeoryctidae. L'année suivante (1967b), il regroupe toutes les familles qu'il incluait auparavant dans l'ordre des Deltatheridia, dans le sous-ordre des Hyaenodonta et il y juxtapose celui des Zalambdodonta comprenant Tenrecidae, Solenodontidae et Chrysochloridae. Romer (1966), dans sa 3e édition de «Vertebrate Paleontology », adopte un compromis : il conserve l'ordre des Creodonta dans lequel il distingue, à l'instigation de Van Valen, les deux sous-ordres des Deltatheridia et des Hyaenodontia. Cependant, dès 1966, Mac Intyre opte pour le maintien de Creodonta regroupant Oxyaenidae et Hyaenodontidae ; il est suivi par Mc Kenna (1969) qui se prononce également en faveur du *statu quo* et considère Hyaenodonta comme un synonyme de Pseudocreodi, superfamille créée autrefois par Matthew (1909). Butler et Kielan-Jaworowska (1973) démontrent que *Deltatheridium* n'est pas spécialement apparenté aux Palaeoryctidae. Ce genre pourrait même représenter une troisième lignée évolutive de grade métatbérien-euthérien, à côté de celles des Placentaires et des Marsupiaux. Par conséquent, le même de Deltatheridia est impropre.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2. — Principales conceptions du taxon *Creodonta* depuis 1880.

Selon Cope, 1880	selon Schlosser, 1887	selon Matthew, 1909	selon Simpson, 1945
O. Insectivora	O. Creodonta	O. Carnivora	O. Carnivora
s/O Creodonta		s/O Creodonta	s/O Creodonta
Fam. Arctocyonidae	Fam. Arctocyonidae	Fam. Arctocyonidae	Fam. Arctocyonidae
Miacidae		Miacidae	
Oxyaenidae	Oxyaenidae	Oxyaenidae	Oxyaenidae
	Proviverridae		
		Hyaenodontidae	Hyaenodontidae
Mesonychidae	Mesonychidae	Mesonychidae	Mesonychidae
Amblyctonidae	Amblyctonidae		
		Oxyclaenidae	

Selon Kretzoi, 1945	selon Van Valen, 1966	selon Van Valen, 1967b	selon McKenna, 1969
O. Creophaga	O. Deltatheridia	O. Deltatheridia	O. Carnivora
		s/O Hyaenodonta	s/O Creodonta
Fam. Ptolemaiidae	Fam.	Fam.	Fam.
Mesonychidae			
Triisodontidae			
Oxyaenidae	Oxyaenidae	Oxyaenidae	Oxyaenidae
Hyaenodontidae	Hyaenodontidae	Hyaenodontidae	Hyaenodontidae
Palaeorytidae	Palaeoryctidae	Palaeoryctidae	
Didymoconidae	Didymoconidae	Didymoconidae	
		Micropternodontidae	

Source : MNHN, Paris

La même année (1973), lors du colloque du C.N.R.S. « Évolution des Vertébrés », nous avons mentionné le taxon de Van Valen. A la suite de l'intervention de Kielan-Jaworowska (Lange-Badré, 1975), nous avons exposé brièvement notre point de vue aussi conservateur que celui de certains de nos prédécesseurs. En systématique, il nous semble que l'évolution des idées doit distinguer la terminologie, du concept. Quel ordre de Mammifères n'a pas subi, depuis sa création, une refonte consécutive au développement des connaissances paléontologiques et néontologiques ? Peu d'entre eux ont échappé au ciselage de plus en plus précis de leurs limites, en même temps que s'affirmaient leurs relations phylétiques ? Lorsque l'étymologie (du grec, creo = chair et odous = dent) écarte toute ambiguïté, la sémantique légitime-t-elle le changement des taxons de haut rang dont la signification est intelligible ? Substituer un nouveau terme taxinomique à un ancien, quand rien n'invalide celui-ci, n'est-ce pas dénier à la pensée scientifique la faculté d'évoluer ? Encore faudrait-il au moins proposer un taxon dont la racine ne prête pas à critique ! Ce n'est peut-être pas le cas de Hyaenodonta, formé à partir du genre *Hyaenodon* que Cope exclut primitivement des Créodontes. Pourquoi ne pas ressusciter alors Pterodontes Bravard et Pomel 1850 ?. Creodonta satisfaisant aux règles du Code international de Nomenclature, et étant d'un usage courant, nous l'avons donc conservé.

De la tentative de Van Valen, il faut retenir l'idée de conférer aux Créodontes leur autonomie vis-à-vis des Fissipèdes, comme l'avaient suggéré Schlosser (1887) et Kretzoï (1945). Les ériger en un Ordre implique alors que la différenciation en lignées carnivores, à partir du stock euthérien insectivore soit intervenue au minimum à deux reprises. Comme nous le verrons, les arguments anatomiques ne manquent pas pour étayer cette hypothèse devant laquelle les anciens auteurs ont, semble-t-il, toujours reculé, liant les Créodontes tantôt aux Insectivores (Cope), tantôt aux Carnivores (Matthew et Wortman).

En définitive, nous avons adopté dans la présente étude, la classification suivante :

Ordre Creodonta Cope 1875

Famille Palaeoryctidae Simpson 1931

sous-famille Palaeoryctinae (Winge 1917)
Micropternodontinae Stirton & Rensberger 1964
Didelphodontinae Matthew 1918

Didymoconidae Kretzoï 1943

Oxyaenidae Cope 1877

Oxyaeninae
Palaeonictinae Denison 1938

Hyaenodontidae Leidy 1869

Proviverrinae Matthew 1909
Hyaenodontinae
Limnocyoninae Wortman 1902
Machaeroidinae Matthew 1909

Nous avons maintenu, pour des raisons de commodité, la distinction en sous-familles des Hyaenodontidae, malgré son côté artificiel, séparant les genres primitifs (Proviverrinae), de ceux spécialisés (Hyaenodontinae et Limnocyoninae, Machaeroidinae) car nous ne sommes pas encore en mesure de prendre parti et de proposer des modifications avant une révision générale de tous les genres.

Nous avons conservé aux Palaeoryctidae la place que Kretzoï (1945) leur a assignée, quand il transféra les Deltatherioidea, des Insectivores dans lesquels ils étaient inclus, aux Creophaga. Les relations phylétiques possibles entre les Palaeoryctidae et les autres Créodontes ont été retracées par Van Valen (1966, p. 109, fig. 17). Les Oxyaenidae et les Hyaenodontidae s'enracineraient dans la souche de *Cimolestes* du Crétacé supérieur, par l'intermédiaire du « genre B » fondé sur quelques dents isolées, (deux P^4 et deux fragments de molaires supérieures), provenant de l'horizon de Puerco. Bien que Van Valen ait procédé à une analyse minutieuse et à des comparaisons poussées avec des dents homologues de différents taxons, la filiation reposait sur des arguments fragiles et laissait subsister un doute.

Source : MNHN, Paris

Mais une importante contribution est apportée par Lillegraven (1969), avec les Palaeoryctidae du Crétacé supérieur de l'Alberta parmi lesquels *Cimolestes magnus* fait figure d'ancêtre idéal pour les Hyaenodontidae et les Oxyaenidae. P^4 est semi-molariforme. Les molaires ne sont pas franchement spécialisées malgré une adaptation à un régime carnassier : le paracône et le métacône sont proches mais non fusionnés, les conules forts, le protocône en V et le métastyle court. De fortes affinités se décèlent aussi sur les molaires inférieures. Lillegraven ne se prononce pas sur les rapports entre *C. magnus* et le « genre B ». Même si ce dernier devait ultérieurement être écarté de l'ascendance directe des Oxyaenidae et des Hyaenodontidae, les relations phylétiques de ceux-ci avec *Cimolestes* n'en seraient pas perturbées pour autant.

Par les Palaeoryctidae, l'ancienneté des Créodontes remonte loin dans le temps : elle se perd dans la radiation crétacée des *Theria*, issue des formes du Campanien de Mongolie. Ainsi le rôle de l'Asie se ferait-il sentir dès l'origine du rameau des Créodontes et se maintiendra tout au long de son histoire.

L'inclusion des Palaeryctidae dans les Créodontes est une étape dans le démembrement de l'ordre des Insectivores, mais il nous paraît inopportun et vain d'entamer une discussion sur la nécessité d'unir dans un même taxon, soit la souche et sa descendance, soit des grades identiques, bien que nos préférences aillent à la phylogénie.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Classe Mammalia
Ordre Creodonta Cope, 1875
Famille Hyaenodontidae Leidy, 1869

Première partie

Sous-famille Proviverrinae Matthew, 1909

INTRODUCTION

Depuis la fin de l'Éocène inférieur, apparemment, seuls persistent en Europe, les Créodontes appartenant à la famille des Hyaenodontidés. Leurs représentants les plus primitifs sont regroupés dans la sous-famille des Proviverrinés dont Matthew (1909, p. 465) donne la diagnose suivante : molaires inférieures tuberculo-sectoriales avec métaconide, molaires supérieures trituberculées ; spécialisation carnassière peu marquée. Corps vermiforme aux membres spécialisés.

Nous ajoutons : paracône et métacône rapprochés, métastyle long et protoconide haut, crâne orthognathe.

Les Proviverrinae ont abondamment proliféré dès le Paléogène inférieur, en Europe occidentale et en Amérique du Nord. Les différents genres, excepté les plus spécialisés (*Quercytherium*), diffèrent assez peu les uns des autres, sur les deux continents, même après la rupture des connexions continentales, à la fin de l'Éocène inférieur. A plusieurs reprises, les ressemblances entre les lormes européennes et les formes nord-américaines ont été soulignées, en particulier par Filhol (1877) et Matthew (1901, 1915). Mais leurs travaux demandent à être revus, à la lumière des découvertes récentes et des données paléogéographiques modernes. Van Valen (1965), conscient des difficultés de la systématique actuelle des Proviverrinae, a tenté d'y remédier en révisant les genres européens. Malheureusement, son étude partielle contribue à embrouiller davantage la situation déjà confuse. De nombreuses synonymies, y compris avec des genres américains, sont établies sans justification, rendant toute attribution générique douteuse tant qu'une révision générale de tous les Proviverrinae n'aura pas été faite. Dans ces conditions, nous avons limité les listes de synonymes à ceux que nous avons pu vérifier et excluons les autres volontairement, mais provisoirement, faute de mieux.

Source : MNHN, Paris

GENRE *CYNOHYAENODON* Filhol, 1873

Synonymie. — *Stypolophus* Cope *in* Rütimeyer, 1891
Pseudosinopa Depéret, 1917

Espèce-type. — *Cynohyaenodon cayluxi* Filhol, 1873

Autres espèces attribuées. — *Cynohyaenodon minor* Filhol, 1877
Cynohyaenodon ruetimeyeri Van Valen, 1965
Cynohyaenodon trux Van Valen, 1965

Répartition géographique. — France, Suisse.

Distribution stratigraphique. — Ludien.

Diagnose. — Proviverrinae de petite taille, à formule dentaire euthérienne complète. I_3 rejetée derrière I_1 et I_2. Extrémité de la canine inférieure se plaçant dans une dépression du maxillaire entre I_2 et la canine supérieure. Prémolaires simples sauf P^4 triradiculée avec un tubercule lingual. Molaires supérieures à paracône et métacône subégaux, modérément rapprochés, conules en voie de disparition. Longueur du métastyle inférieure à celle du paracône et du métacône. Molaires inférieures à trigonide élevé et plus long que le talonide. Faible rotation du paraconide de la face linguale vers la face vestibulaire. Métaconide légèrement réduit. Talonide large et creux.

CYNOHYAENODON CAYLUXI Filhol, 1873

Synonymie. — *Proviverra cayluxi* (Filhol) *in* Gaudry, 1878, p. 20, fig. 13-14 ; p. 21, fig. 5.
Stypolophus cayluxi (Filhol) *in* Cope, 1880
Cynohyaenodon sp. *in* Dechaseaux, 1965

Historique. — Dans une note parue au Bulletin de la Société philomatique de Paris (1873a), Filhol décrit brièvement la mandibule d'un genre nouveau : *Cynohyaenodon cayluxi*, dont les caractères lui paraissent servir de trait d'union entre *Cynodictis* et *Hyaenodon*. Quatre ans plus tard, il complète ses observations et figure plusieurs spécimens qui ont été retrouvés :

— dans les collections du M.N.H.N. : une mandibule droite incomplète portant canine, quatre prémolaires et deux molaires, inventoriée sous le numéro Qu 8564 (Filhol, 1876b, fig. 95-96), un crâne mutilé depuis sa figuration (1877, fig. 205-208) numéroté Qu 8502, un moulage endocrânien associé à un museau endommagé (id., fig. 199-202) ;

— dans les collections du Laboratoire d'Actuozoologie de l'Université catholique de Louvain : un maxillaire et une mandibule gauches en connexion (PLV 556), (id., fig. 203-204).

Type. — En toute rigueur, il n'est pas possible d'affirmer que la mandibule Qu 8564 est l'holotype de Filhol. Mais c'est probable car elle correspond à ses indications succinctes. Pour lever toute ambiguïté, elle peut être désignée comme lectotype.

Répartition géographique. — Phosphorites du Quercy *s.l.*

Distribution stratigraphique. — Ludien *s.l.*

Diagnose. — *Cynohyaenodon* au crâne surmonté d'une forte crête supraoccipitale et dépourvu de canal de l'alisphénoïde ; prémolaires étroites sauf P^4 submolariforme ; P^2 plus haute que les autres prémolaires ; molaires supérieures tuberculées ; conules réduits ; paracône plus petit que le métacône ; molaires inférieures tuberculo-sectoriales ; métaconide petit, régressant très légèrement de M_1 à M_2, *crista obliqua* redressée ; rotation linguo-vestibulaire du paraconide s'accroissant de M_1 à M_3.

Source : MNHN, Paris

Description

Crâne

Le crâne de *Cynohyaenodon cayluxi* a déjà été décrit par Filhol (1876b) et par Dechaseaux (1965). Pourtant certains traits de son organisation sont encore mal connus.

Généralités. — Crâne long au profil rectiligne, à la voûte surbaissée, aux superstructures fortes, tel se présente au premier abord *Cynohyaenodon cayluxi*. Ces caractères pourraient être répétés à chaque étude crânienne car ils sont fondamentaux et communs à tous les Hyaenodontidae ; il s'y ajoute la faiblesse des arcades zygomatiques quand elles sont présentes. Il s'agit là de quelques caractères plésiomorphes.

L'allongement porte sur la partie postérieure qu'accroît l'inclinaison vers l'arrière de la lame formée par la crête supraoccipitale. La partie faciale représente environ le tiers de la longueur totale.

Face dorsale. — La face dorsale (fig. 4A ; pl. I, fig. 1) est étroite. A mi-longueur, le rétrécissement postorbitaire marque le passage de la région orbitaire dépourvue d'apophyses (frontales et jugales), à la boîte crânienne essentiellement constituée par les pariétaux. Un stade du développement ontogénique de la crête sagittale peut s'observer sur le crâne d'un très jeune individu [1], figuré par Dechaseaux (1965) sous le nom de *Cynohyaenodon* sp. Les deux crêtes supraorbitaires traversent en oblique les frontaux et se rejoignent au niveau de la suture fronto-pariétale, en arrière de la constriction postorbitaire ; chez les individus plus âgés, les crêtes décrivent un arc de cercle au-dessus de l'orbite, et s'unissent au niveau de la constriction, pour former la crête sagittale qui s'élève progressivement jusqu'à la jonction avec la crête supraoccipitale. En avant, les frontaux s'effilent et s'engagent entre nasaux et maxillaires. Les nasaux courts n'atteignent pas la limite antérieure de l'orbite. Ils sont largement séparés du lacrymal et ménagent un long contact fronto-maxillaire. Au-dessus de l'orifice ovalaire des narines externes, ils se terminent par une concavité régulière sans épine médiane.

Face latérale (fig. 4B, pl. III, fig. 3). — Le prémaxillaire, proéminent en avant de la canine, a la forme d'un parallélogramme. Sa suture avec le maxillaire est parallèle au plan de l'ouverture nasale. Son contact, bref avec le nasal, atteint la limite postérieure de la première prémolaire. Son bord alvéolaire se recourbe et amène le prosthion en position basse. Comme l'avait observé Filhol, un espace important sépare l'alvéole de la canine de celui de la troisième incisive. A cet endroit, le prémaxillaire est creusé d'une coupole où vraisemblablement, la pointe de la canine inférieure trouvait place. Cette disposition est caractéristique de *Cynohyaenodon*.

Le canal infraorbitaire, court, débouche au-dessus de l'espace séparant les troisième et quatrième prémolaires ; il est précédé d'une dépression circulaire.

Le lacrymal, coincé entre le jugal et le frontal au maximum de sa largeur, a une *pars facialis* insignifiante. Dans l'épaisseur de son bord orbitaire dédoublé, se situe le foramen lacrymal qui se prolonge par un sillon vers le frontal. En conséquence, ce foramen ne s'ouvre pas directement dans l'orbite, mais dans une fossette annexe isolée.

L'orbite triangulaire regarde latéralement et communique largement avec la fosse temporale. Tout son bord inférieur est limité par le jugal qui remonte sur la face à la rencontre du lacrymal. Le contact lacrymal — jugal, que Dechaseaux n'avait pas pu mettre en évidence, existe bien.

Selon Dechaseaux, la paroi antéro-médiale de l'orbite serait constituée par le lacrymal, le frontal et le palatin enserrant entre eux l'ethmoïde. Nous n'avons pas retrouvé cette disposition. D'après nos observations portant sur cinq spécimens bien conservés, la morphologie de la fosse orbito-temporale se présente ainsi : la *pars orbitalis* du frontal couvre la plus grande surface. Dans son tiers inférieur, elle est percée de deux petits foramens ethmoïdaux. Le frontal entre en contact avec le palatin par une longue suture oblique d'avant en arrière et de haut en bas, dans le prolongement de celle du lacrymal. Le palatin forme à la fois le plancher et la base de la paroi médiale de l'orbite, éliminant tout contact

1. Collection personnelle J. Piveteau.

Source : MNHN, Paris

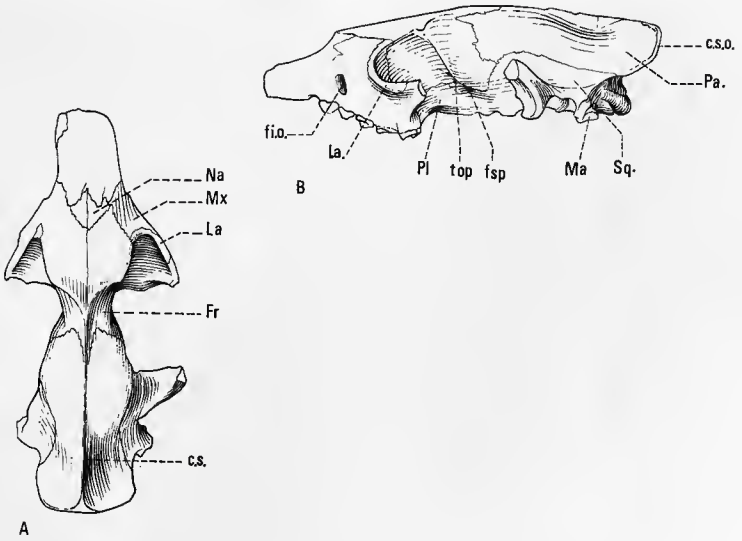


Fig. 4. — *Cynohyaenodon cayluxi* (Qu 8562). A, Face dorsale ; B, Face latérale. Gr. nat.

c.s., crête sagittale ; c.s.o., crête supraoccipitale ; f.i.o., foramen infraorbitaire ; Fr., Frontal ; f.sp., fente sphénoïdale ; La, Lacrymal ; Ma, Mastoïde ; Mx, Maxillaire ; Na, Nasal ; Pa, Pariétal ; Pl., Palatin ; Sq., squamosal ; t.op., trou optique.

Source : MNHN, Paris

maxillaire-frontal. Bien que ne possédant qu'une brève suture avec le lacrymal, son extrémité antérieure est large car elle pousse un lobe dans le frontal à la limite du lacrymal. Le palatin se referme sur lui-même, autour du foramen sphéno-palatin, à l'intérieur duquel pénètre la suture intrapalatine.

A la différence de Dechaseaux, nous n'avons trouvé aucune trace d'une suture isolant cette expansion antéro-frontale du palatin et pouvant faire croire à une participation de l'ethmoïde dans la formation de la paroi médiale de l'orbite. Sur le spécimen décrit par Dechaseaux, il existe des deux côtés non une suture, mais une ligne de cassure qui se prolonge d'une part dans le palatin, d'autre part, à travers le lacrymal jusque sur la face. C'est elle qui a pu faire croire à la présence d'une ossification supplémentaire.

Les rapports que contractent entre eux les divers constituants de la paroi orbitaire chez *C. cayluxi* sont alors identiques à ceux décrits chez *Thinocyon velox* par Denison (1938), et de façon générale, à ceux observés chez les Hyaenodontidae. Tout porte à croire qu'il s'agit là de la disposition primitive, alors que la participation de l'ethmoïde chez certains Insectivores, quelques Primates et les Félidés a une valeur adaptative. Sa présence se manifeste selon des modalités différentes propres à chaque groupe, en liaison avec des modifications de la face (rotation médiale des orbites, élargissement des fosses nasales...), qui ne peuvent se déceler chez *Cynohyaenodon*.

Il n'y a pas de trou rond individualisé ; le nerf V_2 sortait par la fente sphénoïdale.

En arrière de l'arcade zygomatique, le squamosal ne forme pas d'auvent protecteur au-dessus du méat auditif externe. L'apophyse mastoïde réduite est accolée à la longue apophyse paroccipitale spatulée.

Face palatine. — La région antérieure du palais évoque un trèfle dont les trois lobes sont formés par les incisives disposées en arc de cercle et les racines saillantes des canines. En arrière des alvéoles dentaires, les prémaxillaires s'épaississent en un bourrelet qui sépare les foramens incisifs de la logette en coupole où vient prendre place l'extrémité de la canine inférieure.

La voûte palatine (pl. II, fig. 1) n'offre aucune particularité remarquable. Elle est courte, ne dépassant pas les incisures maxillaires, en arrière. Un épais torus encadre les choanes secondaires et les bords du canal ptérygoïdien sont épaissis.

Sur Qu 8562, un peu en avant du foramen ovale et unilatéralement, débouche un petit foramen pour des vaisseaux sanguins se rendant au sinus sphénoïdal. Il est peu probable que ce soit l'ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde car nous n'avons pas trouvé de débouché antérieur. D'autre part, sur la paroi externe du canal naso-palatin, l'alisphénoïde porte une nodosité et un sillon qui indiquent le trajet suivi par l'artère maxillaire interne.

La cavité glénoïde déborde largement de part et d'autre de la paroi latérale du crâne. A la base de l'apophyse postglénoïdienne s'ouvre le foramen postglénoïdien, de petit calibre, suggérant une réduction possible de la veine postglénoïdienne.

La région otique (fig. 5 ; pl. II, fig. 3) n'a jamais fait l'objet d'une étude précise. Filhol l'a seulement comparée à celle des Viverridae et a conclu à son identité (?). Elle n'est pas particulièrement courte par rapport à la longueur du crâne, contrairement à la disposition d'autres Proviverrinae ou des Hyaenodontinae. Le rocher quadrangulaire pend au-dessous de la fosse otique et de la surface du basioccipital. Sa face ventrale est étroite, l'antéro-latérale, creusée sur toute sa longueur d'une profonde dépression en regard du *foramen lacerum anterius*.

Une apophyse du rocher masque en partie la fenêtre ronde en forme de fente. Elle sépare le *foramen lacerum posterius* de grand diamètre, du foramen stylomastoïdien recouvert ventralement par une apophyse issue du squamosal ; les participations éventuelles du tympanohyal et de l'apophyse mastoïde n'ont pas pu être observées car toutes les sutures sont oblitérées. Un large sillon, que devait emprunter le nerf auriculaire, relie le trou déchiré postérieur au foramen stylomastoïdien, à la limite rocher-apophyse paroccipitale. Comme chez la plupart des Hyaenodontidae, les apophyses mastoïde et paroccipitale s'étalent en une large plate-forme, en arrière de la fosse otique.

La fenêtre ovale est minuscule, son bord caudal est échancré en direction de la fenêtre ronde. Aucune trace ne peut être interprétée en faveur du passage de l'artère stapédienne. Sa présence ne peut donc pas être tenue pour assurée. De même, le trajet de l'artère du promontoire est hypothétique. Il est possible que ce vaisseau ait emprunté la dépression antéro-latérale du rocher.

Source : MNHN, Paris

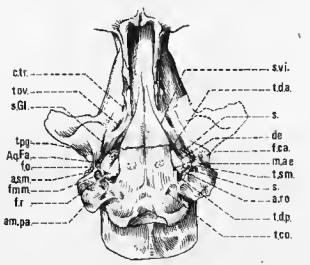


FIG. 5. — *Cynohyaenodon cayluxi* (Qu 8562). Arrière-crâne, en vue ventrale. × 1.

am. pa, apophyse mastoïdo-paroccipitale ; aq. Fa., aqueduc de Fallope ; a.ro, apophyse du rocher ; a.s.m., apophyse squamosomastoïde ; c.tr., canal transverse ; de., dépression ; f.ca., foramen carotidien ; f.m.m., *fossa muscularis major* ; f.o. fenêtre ovale ; f.r., fenêtre ronde ; m.a.e., méat auditif externe : s., sillon ; s.Gl., scissure de Glaser ; s.vi., sillon pour le nerf vidien ; t.co, trou condylien ; t.d.a., trou déchiré antérieur ; t.d.p., trou déchiré postérieur ; t. ov., trou ovale ; tpg., trou postglénoïdien ; t.sm., trou stylomastoïdien.

L'entrée du canal carotidien pourrait avoir occupé une position variable sur le basioccipital. Sur Qu 8562, une apophyse du basioccipital rejoint la face médiale du rocher ; elle isole le *foramen lacerum posterius*, d'une étroite gouttière qui se prolonge jusqu'au *foramen lacerum anterius*, sur l'emplacement de la suture entre pétreux et basioccipital, sans jamais ébaucher la moindre échancrure pour un foramen carotidien. Mais, sur deux autres spécimens (Musée de Genève sans numéro et collection J. Piveteau, Paris) cette gouttière manque. Le foramen carotidien découpe le bord latéral de la fosse otique, à mi-longueur du rocher, en avant du *foramen lacerum posterius*.

Le trou condylien, unique, occupe sa place habituelle primitive, en retrait et à quelque distance du *foramen lacerum posterius*.

Face occipitale. — La face occipitale en forme de trapèze isocèle est remarquable par la concavité de sa partie supérieure. La crête supraoccipitale surplombe et dépasse en arrière le plan du foramen magnum de section aplatie. Latéralement aux condyles occipitaux, sur l'emplacement de la suture entre occipital et apophyse mastoïde, est creusée une fosse étroite et profonde sous laquelle s'étalent les apophyses paroccipitales, crochues et à la surface accidentée de reliefs.

Moulage endocrânien

Le moulage endocrânien de *C. cayluxi* (fig. 6 ; pl. III, fig. 1, 2, 3) a déjà été étudié de façon détaillée par Piveteau (1962), à la suite de Filhol (1877) et Gaudry (1878) qui en avaient donné une description sommaire et conclu à des ressemblances avec celui des Marsupiaux. Disposant du même matériel que nos prédécesseurs, nous ne rappellerons que les grandes lignes de sa morphologie en les complétant, ce qui nous conduit à proposer une analyse un peu différente.

Selon Piveteau, l'encéphale de *C. cayluxi* se caractérise par :

— l'alignement des différents constituants,
— le non-recouvrement des bulbes olfactifs et du mésencéphale par le néopallium,
— le développement du paléocerebellum,
— la fissuration néopalléale simple, comportant seulement deux sillons.

Source : MNHN, Paris

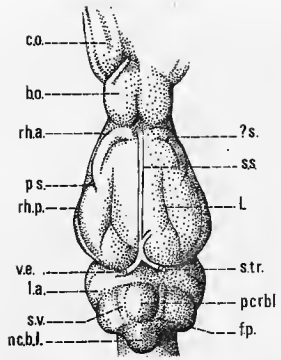


Fig. 6. — *Cynohyaenodon cayluxi*. Moulage endocrânien (Collect. J. Piveteau). Face dorsale × 1,5.

b.o., bulbes olfactifs ; c.o., cornets olfactifs ; f.p., *fissura prima* ; L., Latéral ; l.a., lobule antérieur ; ncbl., néocerebellum ; pcrbl., paléocerebellum ; ps., pseudosylvia ; rh.a., rhinale antérieure ; rh.p., rhinale postérieure ; ?s., sillon ; s.s., sinus sagittal, s.tr., sinus transverse ; s.v., sinus veineux ; v.e., veine émissaire.

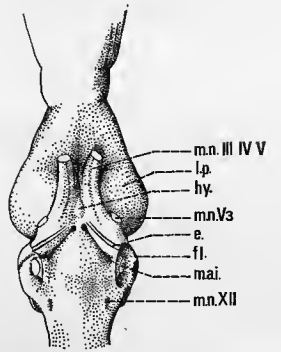


Fig. 7. — *Cynohyaenodon cayluxi*. Moulage endocrânien (Collect. J. Piveteau). Face ventrale. × 1,5.

e., entocarotide ; fl., flocculus ; hy, hypophyse ; l.p., lobe piriforme ; m.a.i., moulage du méat auditif interne ; m.n. III.IV.V., moulage des nerfs III, IV, V_1 et $_2$ et VI ; m.n. V_3, moulage du nerf V_3 ; m.n. XII, moulage du nerf XII.

Source : MNHN, Paris

Sur ce dernier point cependant, nos observations ne corroborent pas celles de Piveteau. La scissure rhinale occupe une position élevée par rapport au rhinencéphale, laissant largement à découvert le lobe piriforme ; seule la rhinale postérieure, convexe et non rectiligne, a été correctement localisée. La rhinale antérieure (fig. 8) ne se situe pas à l'emplacement que Piveteau lui a assigné mais à un niveau inférieur, concentrique au premier. Elle se suit à partir de la scissure interhémisphérique puis, contournant le pôle frontal du néopallium, passe latéralement ; dans sa partie postérieure, elle se distingue difficilement. A son point de rencontre avec la rhinale postérieure, s'élève une faible dénivellation qui correspondrait à la pseudosylvia ou fosse sylvienne de Russell et Sigogneau (1965). En revanche, nous n'avons pas retrouvé le sillon dorso-postérieur dans lequel ils voyaient une suprasylvia.

La pseudo-rhinale antérieure décrite par Piveteau traverse le lobe frontal, depuis la scissure interhémisphérique en direction de la pseudosylvia et de la rhinale. Sa portion antérieure occupe la position du *cruciatus*, sillon caractéristique de certains Fissipèdes (Ursidae, Mustelidae...) évolués ; son extrémité postérieure évoque plutôt la présylvia, bien qu'elle semble se diriger plutôt vers la pseudosylvia que vers la rhinale antérieure. Cependant, il convient d'observer une grande prudence dans les homologies qui peuvent être établies entre la fissuration néocorticale des Hyaenodontidae et celle des Placentaires actuels. Il est possible que ce sillon soit particulier à *Cynohyaenodon* car il manque sur tous les moulages endocrâniens connus de Créodontes. Néanmoins, le plan des localisations cérébrales des Créodontes doit être peu différent de celui des autres Mammifères. L'expansion du cortex préfrontal de *C. cayluxi* pourrait correspondre à un girus orbitaire bien développé.

Du degré de complication de la fissuration néopalléale, les paléoneurologues cherchent à déduire le grade psychique atteint. Il est peu probable, dans le cas présent, que la présence d'un sillon supplémentaire dans le lobe frontal traduise un développement qui puisse être associé à une augmentation considérable du psychisme de *Cynohyaenodon cayluxi*, augmentation que contredisent les autres caractères du néopallium et du moulage endocrânien en général, demeuré à un stade peu évolué. Il est évident que la complexité apparue dans la fissuration du lobe frontal ne suffit pas pour établir un accroissement de « l'intelligence ».

Près de la scissure interhémisphérique, s'allonge un sillon faiblement concave que Piveteau propose d'assimiler au *sulcus lateralis*. Cette interprétation paraît vraisemblable, mais ce sulcus a une extension plus grande et un tracé plus complexe que ne les avait décrits cet auteur. En avant, le latéral dépasse la fosse sylvienne et pénètre dans le lobe frontal tandis qu'en arrière, il se bifurque en une branche supérieure courte, remontant vers la scissure interhémisphérique et une inférieure longue, rejoignant le bord postérieur du neopallium, au niveau de la rhinale (fig. 6). Chez *Hyaenodon* et *Pterodon*, où s'observe un sillon fourchu, similaire bien que plus arqué, la seule interprétation possible est une suprasylvia.

Edinger (1929) a signalé l'importance des bulbes olfactifs par rapport au reste du télencéphale. Ils atteignent des proportions comparables à celles d'un Limnocyoninae de l'Éocène moyen : *Thinocyon* ; mais à la différence de ce dernier, le moulage des cornets olfactifs de *Cynohyaenodon cayluxi* recouvre l'extrémité antérieure des bulbes olfactifs, ce qui prouverait l'existence de ramifications dorsales du nerf olfactif. *Cynohyaenodon* aurait eu un odorat plus développé que *Thinocyon*, avec toutes les conséquences que cela entraîne dans l'adaptation et l'écologie d'un carnassier. Peut-être faut-il dépasser le cadre adaptatif spécifique pour envisager cette disposition comme le témoignage d'un accroissement de l'olfaction, chez les Hyaenodontidae, entre l'Éocène moyen et l'Éocène supérieur.

La masse triangulaire du cervelet, à peine plus étroite que les lobes piriformes, s'étale derrière le télencéphale ; sa surface porte plusieurs *sulci* profondément incisés pour lesquels Piveteau a éprouvé des difficultés d'interprétation. La partie moyenne de la *fissura prima* se repère aisément sur le vermis proéminent, où elle occupe une position reculée. Mais le tracé latéral peut prêter à discussion bien qu'il ne nous semble pas présenter l'alternative évoquée par Piveteau. Selon cet auteur, ou bien le prolongement hypothétique de la *fissura prima* se situe en position antérieure, limitant une part paléocérébelleuse et une autre néocérébelleuse, ou bien le sillon fondamental du cervelet et la fissure paramédiane sont confondues ; dans ce cas, le néocerebellum ne participe pas à la formation des hémisphères cérébelleux.

De part et d'autre du vermis médian, s'observent trois lobules, constituant les hémisphères

Source : MNHN, Paris

cérébelleux, qui se déploient en éventail, d'arrière en avant, au-dessus du *foramen lacerum posterius*. Le premier surplombe une minuscule expansion floculaire. Un sillon profond sépare effectivement les deux lobules suivants ; il se raccorde directement à la dépression entre le vermis et le mésencéphale mais il faut lui faire parcourir un trajet en zig-zag, inhabituel chez les Placentaires, pour rejoindre la *fissura prima*, sur le vermis. C'est pourquoi nous pensons plus vraisemblable que les extrémités de ce sillon sont indiscernables de la fissure paramédiane. Le cervelet de *C. cayluxi* conserve une disposition très primitive avec un paléocerebellum très développé, comprenant tout le lobe latéral, parcouru de circonvolutions et un néocerebellum réduit à une portion du vermis.

La description de la face ventrale a été négligée jusqu'à présent (fig. 7). Pourtant, moulée avec beaucoup de finesse, elle apporte des informations précises. Sur la ligne médiane, s'observe la petite protubérance en amande de l'hypophyse, encastrée entre les cordons des vaisseaux et des nerfs (y compris le V_2) se rendant à la fente sphénoïdale. Leurs empreintes sont précédées sur une longueur non négligeable de celles, étroitement juxtaposées, des nerfs optiques. A leur partie postérieure, à la limite du lobe piriforme se détache le moulage du contenu du foramen ovale. Deux filets issus du *foramen lacerum anterius* les recoupent et convergent en direction de l'hypophyse ; on peut les assimiler aux rameaux de l'entocarotide se rendant au polygone de Willis.

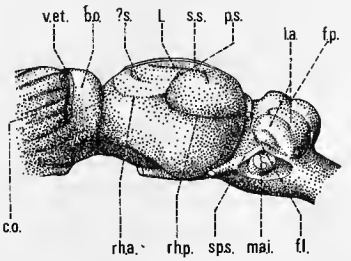


FIG. 8. — *Cynohyaenodon cayluxi*. Moulage endocrânien (Collect. J. Piveteau). Face latérale. × 1,5.

b.o., bulbes olfactifs ; c.o., cornets olfactifs ; fl., flocculus ; f.p., *fissura prima* ; L., Latéral ; l.a., lobule antérieur ; m.a.i., moulage du méat auditif interne ; ps., pseudosylvia ; rh.a., rhinale antérieure ; r.h.p, rhinale postérieure ; ?a., sillon ; s.p.s., sinus pétreux supérieur ; s.s., sinus sagittal ; v.et., veine ethmoïdale.

Quelques indications peuvent être également apportées sur la circulation veineuse. D'abord, en regard du foramen ethmoïdal s'élève la marque des vaisseaux ethmoïdiens, le long de la face latérale du bulbe olfactif. Le sinus longitudinal, après avoir reçu des ramifications, se divise à l'extrémité de la scissure interhémisphérique en deux sinus transverses qui, à leur tour, se scindaient en une branche postérieure, soit pour une veine émissaire, soit pour le sinus sigmoïde, et une branche verticale très courte, amorçant normalement le sinus temporal. En fait, ce dernier empruntait jusqu'au foramen postglénoïdien, un canal creusé dans le tentorium. Le moulage d'un autre sinus s'observe sur la face dorsale des deux lobules cérébelleux postérieurs ; il se dirige vers la trace du sinus pétreux supérieur. L'existence du sinus pétreux inférieur est conjecturale, l'empreinte qui en occupe l'emplacement pouvant également être celle de l'entocarotide.

Piveteau a comparé les moulages endocrâniens de *Cynohyaenodon cayluxi* et de *Quercygale angustidens*, Fissipède primitif, provenant également des Phosphorites du Quercy. Il a conclu au carac-

Source : MNHN, Paris

tère archaïque du premier par rapport au second et à la croissance continue du néocerebellum, au cours de l'évolution. De tout temps, les auteurs ont tenté de paralléliser Créodontes et Fissipèdes, voyant sans doute, dans l'adaptation au régime carnassier, un mécanisme trop complexe pour être acquis indépendamment à plusieurs reprises. Si nous cherchons à élargir le domaine comparatif, vis-à-vis de *Cynohyaenodon*, le manque de matériel se fait cruellement sentir, des difficultés surgissent dans l'évaluation précise de la place et du rôle que ce genre a pu occuper parmi les Placentaires paléogènes. La fissuration néopalléale de *C. cayluxi* a atteint un stade structural plus évolué que celle de *Thinocyon* (Bridger Basin) dont le moulage endocrânien fut décrit par Denison (1938) ; chez ce genre, un seul sillon assimilé à un latéral ondule sur la surface néopalléale et le cervelet a fait l'objet d'une reconstitution, pour le moins douteuse.

Mandibule

La mandibule de *Cynohyaenodon cayluxi* possède les caractéristiques de celle des Proviverrinae : une branche montante très large fait suite à une branche horizontale basse et mince (pl. I, fig. 2). L'apophyse coronoïde haute, triangulaire, est presque entièrement occupée par la fosse massétérine profonde. Il n'y a pas de crête inférieure, la supérieure redressée se confond avec le bord de l'apophyse. Aucun espace pour les muscles buccinateurs n'est disponible sur la face externe, ils s'inséraient dans une dépression creusée à la base de la branche montante. Le condyle fuselé se situe nettement au-dessus du niveau de la rangée dentaire. La distance entre la dernière molaire et le départ de la branche verticale est courte alors qu'elle est généralement longue chez les Proviverrinae. La symphyse s'étend jusqu'au niveau de la racine postérieure de P_3. Les deux foramens mentonniers s'ouvrent, l'un dans l'espace interradiculaire de P_3 et l'autre sous le bord postérieur de P_1.

Denture

Formule dentaire. — La formule dentaire comprend : 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M ; elle est donc complète.

A. — *Denture supérieure*

Incisives et canine. — Nous empruntons à Filhol (1877), une partie de ses observations sur les incisives et la canine mieux conservées sur ses spécimens que sur ceux que nous avons examinés.

« Les incisives vont progressivement en augmentant de force » (p. 8). Les deux premières, d'après leur section, étaient très petites (1,5 et 2 mm de long, d'après Filhol). Leur face linguale devient concave, en dessous de deux minuscules tubercules basilaires. Quant à la troisième incisive elle est d'un tiers plus forte que la deuxième.

La section de la canine s'apparente à une ellipse à grand axe antéro-postérieur. Sa couronne ne paraît pas avoir été puissante ; des sillons et des côtes en ornent la surface. Sa racine est fréquemment en partie déchaussée. Filhol en tire argument pour lui supposer une longueur excédant celle de son alvéole « ce qui nécessitait un repli assez fort des gencives » (p. 9). Cette interprétation doit être accueillie avec réserves car l'expulsion de la canine, consécutive à la morphologie conique de sa racine, s'observe couramment sur les crânes fossiles. Il n'est pas rare d'ailleurs de trouver dans les gisements, les canines sorties de leurs alvéoles.

Prémolaires. — Trois des quatre prémolaires (pl. II, fig. 1-2) ont déjà été minutieusement décrites par Dechaseaux (1965).

P^1 « est petite, aplatie dans le sens vestibulo-lingual ; elle porte un denticule principal » (p. 33) sur lequel s'aligne un minuscule denticule distal bordé par le cingulum uniquement postéro-lingual.

Les alvéoles de P^1 et P^2 des individus adultes sont séparés par un petit espace déprimé où s'abritait l'extrémité de la P_3.

P^2 caractérise peut-être un certain dimorphisme sexuel par sa hauteur supérieure à celle des prémolaires adjacentes ; elle atteint le niveau de P^4 chez quelques individus alors que chez d'autres, elle le dépasse nettement. Cette dent, en forme de fer de lance, a la même constitution que P^1. Le cin-

Source : MNHN, Paris

gulum lingual persiste dans la région antérieure où il dessine un petit relief basal, qu'il est sans doute prématuré d'assimiler à un parastyle.

P^3 se distingue essentiellement, comme l'a observé Dechaseaux, par l'acquisition d'un denticule antérieur (parastyle) et d'un cingulum crénelé continu qui se renfle en un petit tubercule ; ce dernier, malgré sa petitesse et son accolement à l'éocône, amorce un élargissement tout à fait remarquable de la moitié postérieure de la dent (fig. G1).

P^4 possède une expansion linguale, supportée par une racine distincte, selon la disposition habituelle des Proviverrinae. Tout autour de la couronne, court le large cingulum dentelé ; il se détache brusquement de la face linguale de l'éocône pour se renfler en un tubercule conique, un peu antérieur au milieu de la cuspide principale. D'un individu à l'autre, se dénote une certaine variabilité qui pourrait traduire une évolution en rapport avec l'ouverture du trigonide et l'allongement du paraconide de M^1. La variation la plus fréquente consiste en un dédoublement du renflement cingulaire précédent, qui isole deux cuspides inégales accompagnées de granules, de taille décroissante vers les extrémités de la couronne. L'éocône dentelé est suivi d'un métastyle et précédé d'un parastyle pointu.

De la première à la quatrième prémolaires, une évidente complexité structurale se manifeste qui exprime la persistance de caractères primitifs. En effet, on ne peut pas manquer d'être frappé par les ressemblances avec les Palaeoryctidae du Crétacé supérieur et du Paléocène, ressemblances qui suggèrent des liens phylétiques.

Molaires. (pl. II, fig. 2). — Les deux premières molaires sont plus larges que longues (fig. G2). Leur protocône, qui dépasse le parastyle en avant, a acquis une forme en croissant dont les extrémités interrompues par une incision se dirigent vers les conules sans les atteindre.

Le bras antérieur du paraconule rejoint en avant la crête basse qui tient lieu de parastyle ; son bras postérieur est exceptionnellement présent, et toujours peu développé. Le métaconule est réduit à sa branche postérieure s'étendant jusqu'à la base du métacône. Avec le protocône, ils cernent une dépression triangulaire que le paracône et le métacône dominent du côté labial.

Le paracône est moins haut et beaucoup plus petit que le métacône (il atteint la moitié de ce dernier à M^2). Un sillon, plus long sur M^1 que sur M^2, sépare les deux cuspides dont les sommets divergent. Une paracrista relie le parastyle au paracône.

Le métacône possède une forme remarquable, en cône aplati labio-lingualement dont les arêtes antérieure et postérieure écrasées forment une crête et lui donnent l'aspect ailé. Une courte entaille l'isole du métastyle.

La lame acérée métastylaire s'oriente à 120° de l'ensemble paracône-métacône alors que sa face linguale forme un angle de 160° avec la postparacrista. Par ailleurs, la longueur du métastyle s'accroît de M^1 à M^3 puisque inférieure au diamètre antéro-postérieur du paracône et du métacône de la première molaire, elle égale cette longueur sur la deuxième.

L'ectocingulum, généralement continu sur M^1, s'estompe fréquemment sur le métastyle de M^2 et entre en contact avec le parastyle, en avant. Son tracé rectiligne accuse, en vue occlusale, l'absence d'ectoflexus. Cette disposition paraît caractéristique de *Cynohyaenodon*.

M^3 est une dent courte dont le protocône étroit saille autant que celui des molaires précédentes, vers le milieu du palais. Son paraconule possède deux branches bien développées alors que son métaconule se réduit souvent à un minuscule tubercule sans liens avec le métacône. Celui-ci, pyramidal, est flanqué à sa base d'un métastyle exigu et pointu. Quant au paracône, il atteint une plus forte réduction que sur les deux premières molaires ; il tend à se confondre avec le parastyle, tous deux formant une courte lame effilée, vestibulo-linguale.

Morphologiquement, les molaires sont demeurées proches de celles d'un Insectivore primitif. Malgré la présence d'un métastyle étiré et tranchant sur M^2, il n'y a pas différenciation de carnassière au sens des Fissipèdes ou des Hyaenodontinae.

Source : MNHN, Paris

B. — *Denture inférieure*

Incisives et canine. — Les incisives occupent un espace restreint, les intermédiaires étant rejetées derrière les latérales. La canine possède une surface ornée de costules grenées ; sur Qu 8564, la face postérieure porte une facette d'usure, creusée par la canine supérieure, qui semble prouver la faible divergence des canines.

Prémolaires. — Les prémolaires (pl. I, fig. 3a) sont légèrement espacées et même, un petit diastème sépare les deux premières chez l'adulte, contrairement à ce qu'affirme Van Valen (1965) dans sa diagnose de *Cynohyaenodon*.

P_1 biradiculée, comporte un denticule principal dont l'arête antérieure, tronquée au-dessus de la base de la couronne, ébauche un relief antérieur : son bord postérieur, long et concave, s'épaissit à la base et se dilate en un élargissement postéro-lingual, au-dessus du large cingulum, présent seulement à cet emplacement. Ainsi se trouve amorcée la disposition fréquemment observée chez les Hyaenodontinae.

P_2 ressemble beaucoup à son homologue supérieure, par sa taille et sa morphologie. Toutefois, des variations minimes permettent de distinguer ces deux dents, telles que le cingulum plus long et la moitié postérieure plus courte portant un denticule mieux individualisé, à P_2.

P_3 comporte un éoconide précédé d'un parastylide pointu. Le cingulum se confine aux deux extrémités de la dent : il contourne l'hypoconide et se renfle en un denticule minuscule, sur la face linguale.

P_4. La moitié antérieure de cette dent évoque celle de P_3 mais sa partie postérieure en diffère nettement. Ici, le tubercule accessoire du cingulum s'est accru. Cependant, il présente un développement varié, depuis la simple pointe rehaussant le cingulum jusqu'au tubercule cylindroïde donnant un aspect bifide à l'extrémité postérieure du talonide.

En outre le cingulum granuleux encercle toute la base de la couronne.

Molaires. — Les molaires ont déjà été décrites par Filhol (1877), Schlosser (1887), Martin (1906) et Van Valen (1965), mais chacun ayant fait appel à des critères différents, il est difficile de confronter leurs observations et de les synthétiser. Nous reprenons donc l'étude intégrale de ces dents.

Les molaires de *Cynohyaenodon cayluxi* (pl. I, fig. 3a) sont de type trituberculo-sectorial peu modifié.

Le protoconide pyramidal s'élève fortement au-dessus des deux autres cuspides du trigonide ; sa hauteur est le double de celle du métaconide. Le paraconide s'étire antéro-postérieurement et forme une courte lame dont la base est ornée des vestiges de l'ectocingulum ; sa rotation linguo-vestibulaire est nettement engagée, contrairement à l'opinion de Van Valen. Le métaconide, plus bas et plus petit que le paraconide, est pointu. Il est soudé au protoconide sur plus de la moitié de sa hauteur, et il n'amorce sa réduction que sur M_3. En conséquence, la face postérieure du trigonide se dresse à la verticale au-dessus du talonide.

Protoconide, paraconide et métaconide ont leurs sommets divergents alors que l'ouverture linguale de la préfosside s'approfondit et s'élargit de la première molaire à la troisième.

Le talonide pentagonal irrégulier sur M_1 et M_2 devient triangulaire sur M_3. La postfosside est peu profonde : un plan incliné remplace le bassin primitif. La *crista obliqua* redressée vers la face vestibulaire relie l'hypoconide épais et bas au protoconide. La plus haute cuspide, l'hypoconulide, est située à l'extrémité du talonide, en regard de la scissure séparant les sommets du métaconide et du protoconide. Quant à l'entoconide, il occupe une position reculée, au voisinage de l'hypoconulide. L'entocristide, basse, s'interrompt et ne rejoint pas le métaconide.

Le diamètre antéro-postérieur s'accroît de la première molaire à la troisième, d'environ 20 % (fig. G4 et annexe I, p. 189). Cet accroissement porte sur le trigonide dont le paraconide s'allonge, car la longueur du talonide décroît de M_1 où elle atteint 80 % de celle du trigonide à M_3 où elle n'en représente plus que 60 % (tabl. 3, p. 38). La réduction du talonide de M_1 est donc moins forte que ne l'affirme Van Valen, qui a avancé pour les molaires de *Cynohyaenodon* une diminution de l'ordre de 2/5 à 2/3. La largeur du talonide par rapport à celle du trigonide décroît également de M_1 à M_3. Sensi-

Source : MNHN, Paris

blement égale sur M_1, elle n'en atteint plus que 60 % sur M_2. A des caractères primitifs persistants, la dentition de *Cynohyaenodon cayluxi* associe un début d'évolution dans le sens coupant. Cette transformation se traduit par une simplification de la structure ancestrale que manifestent la fusion partielle du paracône et du métacône, la régression des conules, la réduction du métaconide, le raccourcissement et le nivellement du talonide. Elle s'accompagne d'un allongement des deux cuspides antagonistes, le métastyle et le paraconide qui s'affrontent comme deux lames de ciseaux. Mais il n'y a pas de différenciation de carnassière au sens des Fissipèdes (P_4/M_1). Les potentialités évolutives menant à la spécialisation dentaire ne se concentrent pas sur un couple particulier de dents, ici c'est l'ensemble des molaires qui se transforme lentement. La « carnassialité [1] » est donc acquise selon un processus différent de celui des Fissipèdes.

Affinités

Le genre *Cynohyaenodon* existe déjà dans les niveaux du Lutétien supérieur d'Egerkingen où Van Valen (1965) a signalé la présence de *C. trux* et *C. ruetimeyeri*, mais sans envisager leurs éventuelles relations avec *C. cayluxi*.

Comparaison entre *Cynohyaenodon trux* Van Valen 1965 et *Cynohyaenodon cayluxi*

C. trux possède une P^3 triradiculée, ce qui suppose l'existence d'un lobe protoconique manquant chez *C. cayluxi*. Sa P^4 a un protocône long et étroit.

Les cuspides des molaires demeurent piquantes ; le paracône, distinct du métacône, en diverge. Le trigonide des molaires inférieures est resserré ; la postfosside est entourée du cingulum d'où émergent faiblement les différentes cuspides fondamentales, le métaconide de M_3 est peu réduit.

Comparaison entre *Cynohyaenodon ruetimeyeri* Van Valen 1965 et *Cynohyaenodon cayluxi*

Le type de *C. ruetimeyeri* avait été rapporté primitivement par Rütimeyer (1891) à *Stypolophus* Cope. Depéret rectifia cette détermination erronée et proposa *Pseudosinopa ruetimeyeri*, en remplacement. Croyant déceler chez *P. ruetimeyeri* l'ébauche des tendances évolutives caractéristiques de *Quercytherium tenebrosum*, il associa ces deux genres sur une même lignée phylétique et plaça *Cynohyaenodon* sur un rameau parallèle indépendant.

C. ruetimeyeri (pl. I, fig. 3b) est plus fort et plus robuste que *C. cayluxi*, gracile. A la différence de ce dernier, P_4 est plus longue que P_3 et M_2 prédomine faiblement sur les molaires voisines. Cependant, les rapports largeur/longueur des molaires varient sensiblement dans les mêmes proportions chez les deux espèces.

Selon Van Valen, le paraconide occupe une position plus antérieure et le métaconide est plus régressé que chez *Cynohyaenodon cayluxi*. En réalité, la rotation linguo-vestibulaire de la cuspide antérieure n'est pas plus avancée, mais le métaconide demeuré conique est fortement rejeté en arrière, dépassant le bord postérieur du protoconide et provoquant une large ouverture linguale de la préfosside. Le pourtour du talonide est bordé des trois cuspides habituelles, épaisses et boursouflées ; la *crista obliqua* est redressée en direction du protoconide.

A P_3 et P_4, les parastylides et les talonides sont proportionnellement plus développés que chez *Cynohyaenodon cayluxi*.

Van Valen a associé à cette mandibule incomplète un fragment de maxillaire portant P^4 et M^1. A M^1, le métacône est faiblement écrasé et un peu plus volumineux que le paracône. Un sillon vestibulaire et lingual sépare les deux cuspides largement distantes de l'ectocingulum coupant qui court jusqu'au métastyle. Le lobe protoconique est long ; les conules, aux bras antérieur et postérieur bien individualisés, y occupent une place importante ; ils sont séparés par une échancrure du protocône triangulaire dont les pré- et postprotocrista sont insignifiantes. La métacrista est plus courte que celle de *C. cayluxi*,

1. traduction littérale du terme anglo-saxon « carnassiality » et qui n'a pas d'équivalent en français, si ce n'est la périphrase : acquisition d'une denture coupante.

Source : MNHN, Paris

Selon Van Valen, le protocône de P^4 serait un peu plus large que celui de *C. cayluxi*. Pourtant, les rapports largeur/longueur de cette dent chez les deux espèces ont des valeurs comparables (0,5). Seulement, chez *C. trux* un bourrelet plus ou moins crénelé fait le tour du lobe lingual et se prolonge en direction du parastyle et de la métacrista, alors que chez *C. cayluxi* il est remplacé par une ou deux petites cuspides comblant partiellement la protofossa. La moitié postérieure est plus courte car il n'y a pas de métacrista.

P^3 possède également une racine linguale, plus rapprochée de la postéro-vestibulaire que celle de *C. trux*.

Il ressort des comparaisons précédentes que les deux espèces d'Egerkingen sont incontestablement plus primitives que celle du Quercy. *C. ruetimeyeri* pourrait en paraître un peu plus proche, bien que certains caractères spécialisés l'écartent d'une ascendance directe. Peut-être *C. trux* se révélerait-il un jalon plus valable s'il était connu de façon moins fragmentaire ?

Depéret a cru déceler des affinités entre *C. ruetimeyeri* et un autre Proviverriné, *Quercytherium tenebrosum*. Il signale la grande épaisseur du dentaire dont la branche montante est creusée d'une profonde fosse massétérine, les molaires inférieures trituberculo-sectoriales, et les prémolaires à denticule central, épais, semblant annoncer celles dilatées de *Q. tenebrosum*. De ces trois caractères, les deux premiers sont communs à tous les Proviverrinae, le troisième est une tendance évolutive, qui s'est exprimée à plusieurs reprises chez les Hyaenodontidae, sans pour autant impliquer des relations phylétiques étroites entre les espèces.

GENRE *PROTOTOMUS* Cope, 1874

Espèce-type : *Prototomus viverrinus* Cope, 1874.

Synonymie. — *Stypolophus* Cope, 1877
Protoproviverra (Lemoine 1880).

Autres espèces attribuées. — *Prototomus multicuspis* (Cope, 1874)
Prototomus vulpecula (Matthew & Granger *in* Van Valen 1965)
Prototomus mordax (Matthew & Granger *in* Van Valen 1965)
Prototomus palaeonictis (Lemoine, *in* Van Valen 1965)
Prototomus torvidus (Van Valen, 1965)
? *Prototomus secundaria* (Cope, 1875 *in* Van Valen 1965)

Répartition géographique. — Europe (France, Suisse), Amérique du Nord (États-Unis).

Distribution stratigraphique. — Éocène *s.l.*

Remarque. — Le genre *Prototomus* a pour espèce-type *P. viverrinus* Cope 1874, dont l'holotype est un fragment de crâne portant quatre dents. Une mandibule, contenue dans le même bloc que les débris crâniens et primitivement rapportée à la même espèce, a été ultérieurement (1877) écartée par Cope qui la pense appartenir à un genre différent. Tous ces restes, provenant de la formation San José du Watsach (Nouveau Mexique), ont malheureusement disparu d'après Gazin (1962). Van Valen (1966) a saisi de ce problème la Commission internationale de Nomenclature zoologique et a proposé, en remplacement, la désignation d'un néotype pour lequel il a choisi la mandibule figurée par Gazin (1962, pl. 6, fig. 23). En outre, il rapporte à *Prototomus* plusieurs espèces de *Sinopa* et le genre européen *Proviverra*. Seule, une révision approfondie de tous les Proviverrinés permettrait d'établir les synonymies réelles que ne peuvent pas valablement argumenter des travaux fragmentaires et locaux.

Source : MNHN, Paris

PROTOTOMUS? MINOR (Filhol, 1877)

Holotype. — Une mandibule droite portant P_2, P_4, M_1 et M_2, conservée au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8570.

Synonymie. — *Cynohyaenodon minor* Filhol, 1877, fig. 197-198
Cynohyaenodon leenhardti Martin, 1906, p. 420, pl. 16, fig. 4
Proviverra minor (Filhol) *in* Van Valen, 1965, p. 640
non *Proviverra minor* (Wortman, 1902) *in* Van Valen, 1965, p. 640.

Horizon repère. — Inconnu.

Distribution. — Cette espèce a été retrouvée dans le gisement de Salème (Lot) que l'ensemble de la faune permet de dater du Ludien supérieur contemporain du niveau de Perrière.

Elle a été également signalée par Hürzeler (1946), à Obergosgen (Suisse).

Remarque. Peu après la découverte de *Cynohyaenodon cayluxi*, Filhol (1877) mentionne, dans les mêmes gisements, la présence de *C. minor*. Cette nouvelle espèce, beaucoup plus petite, se différencie de la première, d'après son auteur, par « le volume énorme de la deuxième prémolaire inférieure, par la taille des deux dents suivantes qui vont en diminuant de hauteur et par le volume réduit des molaires (p. 30) ».

Martin (1906) isole de *C. minor*, une nouvelle espèce, *C. leenhardti*, à laquelle il attribue le spécimen des phosphorites du Quercy que Schlosser (1887) avait rapporté à *Proviverra typica* Rüt. 1862. Selon son auteur, *C. leenhardti* se distingue de *C. minor* par le talonide plus gros sur M_2 et l'ectocingulum des molaires, continu du paraconide à l'hypoconide. Cependant, Martin remarque que les différences entre la grande espèce (*C. cayluxi*) et les deux petites (*C. minor* et *C. leenhardti*) impliquent une séparation générique qu'il n'effectue pas pour des raisons pratiques. Soixante ans plus tard, Van Valen (1965), entérinant les idées de Schlosser et de Martin, transfère *C. minor* au genre *Proviverra*. Mais cette attribution pose des problèmes en rapport avec la conception nouvelle du genre *Proviverra* telle que la propose Van Valen. Cet auteur rapporte, sans explication, à *Proviverra*, non seulement *C. minor* mais aussi la plupart des espèces du genre américain *Sinopa*, ainsi que *Prorhyzaena egerkingiae* Rütimeyer, *Leonhardtina gracilis* Matthes, et *Geiselotherium pilzi* Matthes du Geiseltal. En outre, il précise (1965, p. 642) que la dentition inférieure de *Proviverra* est identique à celle de *Prototomus* et que la seule différence entre les deux genres, s'ils doivent être distingués, est la plus grande séparation du paracône et du métacône chez *Proviverra*. Ce dernier genre serait donc un peu plus primitif que *Prototomus viverrinus* du Wasatchien de la formation de San José (Nouveau Mexique) et considéré ordinairement comme le plus archaïque des Proviverrinae. Van Valen ajoute même à son sujet (trad., p. 641) : c'est probablement la souche de toute la famille des Hyaenodontidae. En conséquence, l'attribution d'une espèce à *Prototomus* ou à un autre genre est arbitraire. Il semble donc qu'il y ait contradiction car comment expliquer alors que *Proviverra* soit plus primitif que la forme ancestrale !

D'après nos observations, il est certain que le matériel traditionnellement déterminé comme *Cynohyaenodon minor* appartient à un genre différent, mais peut-être différent de celui proposé par Van Valen, car les caractères s'accordent mal avec ceux de *Proviverra typica*. En revanche, *Prototomus viverrinus*, tel qu'il est connu actuellement, possède les éléments nécessaires à une position ancestrale dans la famille des Hyaenodontidae. Mais nous ne disposons pas de critères suffisants pour choisir entre *Prototomus* et la création d'un genre nouveau. L'attitude réservée que nous adoptons est dictée par le souci de ne pas modifier inconsidérément la taxinomie actuelle, en attendant une révision de toutes les espèces de Proviverrinae qui permettrait de contrôler les synonymies, les genres valables et les relations phylétiques.

Source : MNHN, Paris

Description

Mandibule

La mandibule de *Prototomus ? minor* (pl. V, fig. 1-2) diffère peu morphologiquement de celle de *Cynohyaenodon cayluxi*. Sa branche horizontale basse et galbée est suivie d'une branche verticale étroite et triangulaire. Toute la surface de l'apophyse coronoïde est occupée par la fosse massétérine ; son bord antérieur s'amincit rapidement et n'est pas creusé d'une fossette comme chez *C. cayluxi*. Le condyle d'articulation se situe nettement au-dessus de la rangée dentaire. L'apophyse angulaire, en forme de bec de rapace, est précédée d'une large coulisse pour le passage du muscle masséter. Elle dépasse largement en arrière le condyle articulaire et est proportionnellement plus importante que celle de *C. cayluxi*.

Deux foramens mentonniers débouchent, l'un sous P_3 et l'autre entre P_1 et P_2.

Sur la face linguale, les muscles temporal, digastrique et ptérygoïdien médial ont laissé des empreintes bien délimitées.

Crâne

Aucun crâne, aucune dentition supérieure en association avec la mandibule n'a été décrit jusqu'à présent. Nous pensons être en mesure de combler cette lacune et attribuons, par déduction, à *Prototomus ? minor* les crânes Mo 14 et PQ 7270.

Face dorsale. (pl. IV, fig. 1) —. La face dorsale étroite rappelle dans ses grandes lignes celle de *Cynohyaenodon cayluxi* : tracé en W de la suture naso-fronto-maxillaire, absence d'apophyses postorbitaires, crête sagittale se détachant très progressivement de la confluence des lignes susorbitaires, en avant du rétrécissement postorbitaire. Cette face s'inscrit dans deux losanges subégaux qui s'unissent au niveau de la constriction postorbitaire précédant la suture fronto-pariétale. La largeur bipariétale excède celle des frontaux au-dessus des orbites. Entre les bosses frontales, s'étend une large dépression médiane.

Face latérale. — Le maxillaire est déprimé devant le débouché du canal infraorbitaire court, au-dessus de la racine postérieure de P^3. L'orbite largement ouverte s'étend jusqu'au bord antérieur de la quatrième prémolaire. La *pars facialis* du lacrymal est proportionnellement plus développée que chez *Cynohyaenodon cayluxi*. Le foramen lacrymal simple s'ouvre dans l'orbite très près de son bord externe.

La fente sphénoïdale et le trou rond sont confondus en un orifice unique selon la disposition observée chez *C. cayluxi*. Le foramen optique est isolé en avant, à bonne distance. Il n'y a pas de canal alisphénoïdal. L'artère maxillaire interne cheminait à découvert dans un sillon imprimé sur l'alisphénoïde, depuis le foramen ovale jusqu'au foramen sphénoïdo-rond. Derrière le méat auditif externe s'étale, en direction postéro-ventrale, une courte et large apophyse mastoïdo-paroccipitale, comme chez *C. cayluxi*. La suture pariéto-squamosale occupe la même position basse. Au-delà de la crête temporale proéminente, mais moins inclinée que celle de *C. cayluxi*, se projette le complexe occipital.

Face occipitale. — La face occipitale trapézoïdale est fortement concave au-dessus du *foramen magnum*. La crête nuchale, lame soutenue par trois piliers, un médian et deux latéraux, est proportionnellement plus haute que celle de *C. cayluxi*.

Face palatine. (pl. IV, fig. 2) —. Les foramens incisifs sont limités latéralement par un repli des prémaxillaires. Les choanes internes bordés d'un épais torus s'ouvrent au niveau des troisièmes molaires. Les parois de la gouttière naso-palatine qui leur fait suite, s'abaissent progressivement et se fondent dans le mur postérieur du foramen ovale ; dans son mur antérieur, un pertuis donne vraisemblablement accès au sinus sphénoïdal.

La région basicrânienne (pl. IV, fig. 3) est proportionnellement moins courte qu'ordinairement chez les Hyaenodontidae. Le promontoire rocheux saillant est entièrement exposé en dehors de la fosse otique. Sa face ventro-latérale, séparée de la médio-ventrale étroite par une mince carène, présente

Source : MNHN, Paris

une large concavité antérieure où devait s'appuyer l'ectotympanique. Aucun sillon ne peut être interprété avec certitude comme ayant logé l'artère du promontoire, mais son existence paraît vraisemblable en raison de la présence du *foramen lacerum anterius* de fort calibre, à l'apex du rocher. Sur le basisphénoïde, une large gouttière creusée en direction du foramen ovale et du canal naso-palatin précède le trou déchiré antérieur. Le bord inférieur de la fenêtre ovale est entaillé par le passage de l'artère stapédienne dont le rameau supérieur quitte la cavité otique entre le trou déchiré antérieur et le récessus mésotympanique peu profond. La fenêtre ronde occupe une position particulière. Elle s'étire transversalement sur la face postérieure du périotique, ses deux extrémités se prolongeant par une gouttière que devait emprunter l'artère auriculaire. Elle ne s'ouvre pas à proximité de l'exoccipital et du trou déchiré postérieur largement béant derrière le rocher, car une apophyse du pétreux, qui la surplombe, l'en écarte, comme chez *C. cayluxi* et *Sinopa grangeri*. Une gouttière bordée de deux crêtes épaisses court depuis le trou condylien jusqu'au foramen carotidien, ouvert à mi-longueur du contact périotique-basioccipital. Elle devait renfermer l'entocarotide médiale. L'artère auriculaire et, peut-être, l'entocarotide latérale s'en détachaient à la limite du rocher et du trou déchiré postérieur, là où la crête externe s'interrompt brusquement. Dans le plafond de cette gouttière débouche le trou condylien unique près du trou déchiré postérieur.

L'apophyse paroccipitale prédomine sur la mastoïdienne qui lui est fusionnée ; elle forme une spatule dirigée plus ventralement et obliquement que chez *C. cayluxi*. La *fossa muscularis major*, large et profonde, est précédée d'une apophyse de la mastoïde doublée d'une courte crête du squamosal. Toutes deux reviennent en direction du pêtreux et ferment le foramen stylomastoïdien primitif ; leurs extrémités portent de petites facettes d'articulation pour le tympanohyal. Ni le basioccipital, ni l'exoccipital ne présentent de surfaces articulaires pour l'entotympanique ; par ailleurs la position du rocher en dessous de la cavité otique suggère la possibilité que le plancher de la bulle otique n'ait été qu'en partie ossifié.

Denture

Formule dentaire. — La formule dentaire est : 3/3-2 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M

A. — *Denture inférieure*

Incisives. — Le nombre des incisives ne peut pas être déterminé avec précision d'après les alvéoles disposés sur deux rangs. Médialement, à la canine, s'ouvre une grande logette linguale et deux plus petites, labiales, dont la plus latérale communique avec le foramen mentonnier symphysaire. Le refoulement lingual d'une incisive s'observe fréquemment chez les Hyaenodontidae où, selon Denison (1938), I_3 s'efface derrière ses voisines. Chez *Prototomus ? minor*, l'alvéole lingual se situe entre celui de la canine et l'alvéole latéro-labial ; d'après son large calibre, il devait renfermer I_3 ; I_1 et I_2 le précéderaient. La disposition ne serait donc pas conforme à celle décrite par Denison à moins que la cavité latérale soit la section accidentelle de l'extrémité du canal dentaire ; dans ce cas, *Prototomus ? minor* n'aurait que deux incisives, probablement, I_2 et I_3.

Canine. — La canine devait être faible. Elle possède une section ovalaire, très comprimée linguo-vestibulairement ; le sommet de sa couronne est généralement brisé et de la troncature descend une facette d'usure, labiale.

Prémolaires. (pl. V, fig. 3) —. Contrairement à la diagnose qu'a donnée Van Valen (1965), *Prototomus ? minor* a des prémolaires minces : leur largeur est toujours inférieure à la moitié de leur longueur. P_2 est la plus haute comme chez *Cynohyaenodon cayluxi*. Au cours de leur développement ontogénique, les racines de ces dents s'allongent et provoquent une importante extrusion dentaire. De petits diastèmes séparent les trois premières prémolaires qui ont une structure assez simple. Elles sont formées d'une cuspide principale conique dont l'arête postérieure est plus ou moins étirée. Le cingulum est toujours présent mais discontinu : il est effacé dans la partie moyenne de la dent. En avant, il se relève pour constituer le parastylide isolé par une échancrure, sauf sur P_1 où il manque, et sur P_3 dont le bord antérieur est tronqué par le frottement de P^2.

Suf P_3 et P_4, le cingulum fait le tour du talonide dont la cuspide unique s'aligne sur l'éo-

Source : MNHN, Paris

conide. Quelquefois, une deuxième cuspide, probablement l'entoconide se détache du rebord lingual. Quand elle manque, un bassin sépare l'hypoconide du cingulum.

Molaires. (pl. V, fig. 3) —. La série des molaires croît peu d'avant en arrière, d'environ 15 % au maximum. La longueur du talonide représente les 3/4 de celle du trigonide aux deux premières molaires ; pour la troisième, il n'atteint plus que 62 %. Les proportions sont donc un peu différentes de celles de *Cynohyaenodon cayluxi* où s'observe une diminution progressive du talonide par rapport au trigonide de M_1 à M_3. En revanche, le rapport de la largeur du talonide à celle du trigonide évolue de la même façon chez ces deux espèces, malgré des valeurs moyennes un peu plus faibles (tabl. 3 et annexe II, p. 190).

Tableau 3. — Limites de variation (L V), moyenne et écart-type du rapport de la longueur et de la largeur du talonide rapportées à la longueur et à la largeur du trigonide des molaires chez *C. cayluxi*, *P. ? minor* et *P. ? bulbosus* (en divisions micrométriques).

	Cynohyaenodon cayluxi											
	M_1				M_2				M_3			
	n	LV	M	Σ	n	LV	M	Σ	n	LV	M	Σ
Long. talonide / Long. trigonide	6	0,76-0,87	0,82	0,04	6	0,64-0,74	0,68	0,04	3	0,54-0,60	0,58	0,03
Largeur talonide / Largeur trigonide	6	0,96-1,04	0,98	0,03	6	0,86-0,90	0,88	0,01	4	0,55-0,65	0,60	0,05
	Prototomus ? minor											
Long. talonide / Long. trigonide	5	0,62-0,85	0,74	0,09	4	0,71-0,81	0,77	0,04	1	0,62	0,62	
Largeur talonide / Largeur trigonide	5	0,87-0,97	0,91	0,04	3	0,80-0,89	0,83	0,05	1	0,60	0,60	
	Prototomus ? bulbosus											
Long. talonide / Long. trigonide	4	0,68-0,79	0,75	0,04	4	0,65-0,73	0,67	0,03	2	0,56-0,61	0,58	0,03
Largeur talonide / Largeur trigonide	3	0,88-0,93	0,91	0,02	4	0,80-0,88	0,84	0,03	2	0,62-0,63	0,62	0,07

Les molaires sont restées à un stade morphologique assez primitif. Les transformations sont peu sensibles et l'évolution, lente par rapport à *Proviverra typica* Rütimeyer, du Lutétien supérieur ou même de *Prototomus palaeonictides* (Lemoine), de l'Yprésien supérieur. Le trigonide semble faiblement tourné vers l'avant ; ses trois cuspides groupées, enserrent une préfosside étroite qui débouche antéro-lingualement. Le paraconide peu comprimé forme une très courte lame. Il possède encore un aspect conique et piquant sur la face linguale car il n'a pas commencé sa rotation linguolabiale. Le métaconide pointu est plus large et plus haut que le paraconide, sauf sur M_3 où il est un peu réduit. Son sommet diverge vers l'arrière et sa base fait saillie sur la face linguale. Une très courte échancrure sépare les deux cuspides précédentes de l'étroite pyramide effilée du protoconide qui les domine du tiers de sa hauteur environ. L'ectocingulum, très net sous le paraconide, s'efface à la base du protoconide pour réapparaître sur le talonide en avant de l'hypoconide.

Source : MNHN, Paris

Un rétrécissement, mettant en relief la base du protoconide, sépare le trigonide du talonide. La plus haute des cuspides, l'hypoconide en forme de V épais, constitue une côte sur la face vestibulaire. La *crista obliqua* qui s'en détache rejoint la paroi postérieure du trigonide à proximité du sillon séparant le métaconide du protoconide.

L'hypoconulide piquant se situe en face du métaconide ; il est bien séparé de l'hypoconide et de l'entoconide. Ce dernier, bas et pointu, est la plus petite des cuspides du talonide ; son sommet se projette en vue linguale, entre ceux de l'hypoconide et de l'hypoconulide. Chez quelques spécimens, une petite cuspide s'observe sur la crête joignant l'entoconide à la base du métaconide.

Le trigonide serré, l'absence de rotation du paraconide, le métaconide peu ou pas réduit, l'hypoconulide en position linguale caractérisant le genre *Proviverra* selon Van Valen (1965), les molaires de *Prototomus ? minor* et *Proviverra typica* paraissent inséparables. Cependant, quelques différences s'observent chez le premier : le trigonide est plus ouvert, le métaconide est plus saillant lingualement, la constriction trigonide et talonide est moins resserrée, un espace plus étroit sépare l'entoconide du bord lingual du talonide, l'hypoconide plus écarté du métaconide et le talonide de M_3, plus court, a un peu regressé. Le talonide dans son ensemble est moins coupant que chez *Proviverra typica*.

B. — *Denture supérieure*

Incisives et canine. — D'après les alvéoles, les incisives étaient disposées en arc de cercle à grand rayon de courbure. Un diastème pour la canine inférieure les sépare de l'alvéole de la canine.

Prémolaires. (pl. IV, fig. G1, 2) —.

P^1, non conservée sur les deux spécimens, était biradiculée et isolée à la fois de la canine et de la deuxième prémolaire. Cette dernière, mince, est la plus haute dent de la rangée dentaire postcanine ; son unique cuspide en cône aplati vestibulo-lingualement est bordée d'un large cingulum lingual.

P^3, plus courte que P^2, porte sur son flanc postéro-lingual un épaississement en forme de côte anguleuse. Son cingulum est particulièrement développé dans les régions antérieure et postérieure.

P^4 possède un protocône bien individualisé en regard du bord antérieur de l'amphicône. Le cingulum circonscrit toute la base de la couronne ; l'ectocingulum est surmonté en avant d'un parastyle arrondi et en arrière, d'un métastyle court dans lequel se distinguent les traces d'une cuspidiole.

Molaires. (pl. IV, fig. G2) —. A la différence de *Cynohyaenodon cayluxi*, les deux premières molaires se distinguent aisément par leur morphologie.

M^1 est plus longue que large. Bien que le paracône soit sectionné très près de sa base, il semble qu'il ait été plus volumineux que le métacône. Ces deux cuspides sont juxtaposées, sans trace de fusion. Le métastyle, plus court que l'ensemble paracône-métacône, a une orientation franchement linguo-vestibulaire par rapport au métacône. Ils forment entre eux un angle voisin de 130°. Un large cingulum court sur toute la surface vestibulaire. Dans l'angle antérieur, il est coiffé d'un gros parastyle conique isolé du paracône par une incisure. L'ectoflexus est presque rectiligne, il présente une faible inflexion en regard du sillon séparant le paracône du métacône. Le protocône volumineux est situé en face du paracône et la préprotocrista forme avec l'ectocingulum un angle proche de 90°. Les deux conules, dont le métaconule est le plus fort, sont plus rapprochés de la base du paracône et du métacône que du protocône. Leurs bras internes ont disparu, faisant place à une protofossa allongée.

M^2 est aussi large que longue. L'ectoflexus découpe profondément le bord vestibulaire sous le métacône, le métastyle occupe une position plus oblique que celui de M^1 et il forme un angle de 110° avec la direction paracône-métacône. Le paracône et le métacône sont toujours distincts et un large sillon les sépare sur la face linguale ; leurs sommets divergent faiblement. Il n'y a pas de centrocrista. Le lobe lingual est plus large et plus étroit sur la première molaire. Les conules sont également développés. Une étroite vallée sépare le métaconule du métacône.

M^3 est aussi large que les deux molaires précédentes. Le paracône est deux fois plus volumineux que le métacône. Il n'y a pas de trace de métacrista. Le parastyle s'est fondu dans la paracrista coupante qui rejoint l'ectocingulum large. La réduction du paraconule est un peu plus avancée que celle du métaconule. La préprotocrista et la postprotocrista sont encore discernables.

Source : MNHN, Paris

Pour rapprocher la dentition supérieure de l'inférieure et les attribuer à la même espèce, nous avons considéré les cuspides et les facettes d'usure de la dernière prémolaire et des trois molaires. Nous avons postulé que les cuspides supérieures et inférieures et les crista qui les unissent s'apparient selon un schéma constant et généralisé. Leurs positions relatives, leur développement sont corrélatifs. Aux molaires inférieures, deux caractères se remarquent particulièrement.

1) Le trigonide est serré, la lame du paraconide est courte. Par conséquent, le métastyle des molaires supérieures est fortement oblique linguo-vestibulairement et un espace étroit sépare le bord postérieur de la première molaire du bord antérieur de la suivante.

2) Sur le talonide, l'hypoconulide est plus proche de l'entoconide que de l'hypoconide. Sur la molaire supérieure, il rencontre la postprotocrista courte et le métaconule écarté du métacône. Chez *C. cayluxi*, la position vestibulaire de l'hypoconulide accompagne un écrasement du métacône et de la réduction du métaconule.

La *crista obliqua* inclinée lingualement en direction du métaconide va de pair avec un paracône rejeté vers le côté lingual. La face vestibulaire costulée de l'hypoconide se loge dans le sillon entre paracône et métacône.

Enfin, à un large talonide s'articule un lobe du protocône large également.

La P_4 a une morphologie simple qui s'accorde avec celle de la P^4. Le talonide étroit affronte le protocône triangulaire. Tous les caractères que l'on était en droit d'attendre de la denture supérieure, au vu de l'inférieure, sont effectivement ceux qui ont été observés.

Par rapport à *P. ? minor*, *C. cayluxi* est plus engagé dans la réalisation d'une dentition coupante. Le trigonide est largement ouvert ; le métaconide est fortement régressé et il ne fait pas saillie sur la face linguale tandis que le paraconide s'allonge. L'hypoconulide a migré vers l'hypoconide, la *crista obliqua* se redresse. Le contour du talonide devient rectangulaire. Les deux premières molaires supérieures sont morphologiquement identiques et dépourvues d'ectoflexus. Leur métastyle est allongé.

Il paraît donc probable que *Cynohyaenodon cayluxi* et *Prototomus ? minor* appartiennent à deux lignées évolutives différentes.

Discussion

La persistance de nombreux caractères dentaires primitifs rattache *Prototomus ? minor* aux Proviverrinae archaïques européens et nord-américains.

En Europe, les Proviverrinae sont probablement présents dès le niveau de Dormaal. Teilhard de Chardin (1927) l'a suggéré et nous avons pu reconnaître quelques molaires inférieures isolées, provenant de ce gisement, qui pourraient annoncer les formes plus récentes, signalées dans l'Éocène inférieur du bassin de Paris, par Rich (1972), et dans l'Éocène moyen de Suisse par Rütimeyer (1862) et par Van Valen (1965).

En Amérique du Nord, l'apparition plus tardive des Proviverrinae, à partir de la base de l'Éocène inférieur (Graybullien, Green River formation), tient peut-être à des lacunes dans la documentation. Les derniers représentants sur ce continent s'éteignent à l'Éocène moyen, pendant le Bridger, sensiblement contemporain du Lutétien européen.

P. ? minor montre beaucoup de ressemblances avec la plupart des espèces de Proviverrinae de ces divers niveaux, ce qui explique l'incertitude de sa détermination générique. Cependant, des hypothèses à propos de ses relations peuvent être formulées, en confrontant les différences interspécifiques et intergénériques et en procédant par élimination.

Relations entre *Prototomus viverrinus et P ? minor*

Il est impossible de se fier à la figuration et à la description très générale de l'holotype données par Cope pour déterminer l'espèce *P. viverrinus*. Cet auteur dépeint le museau, court et associé à une région frontale, large. P^3 comprend une cuspide principale basse suivie d'un rebord allongé et tranchant. P^4 a un protocône relié par le cingulum au denticule antérieur. Les deux molaires comportent un ectocingulum et un paraconule, en plus du protocône et du métacône jumelés. La mandibule promue au

Source : MNHN, Paris

rang de néotype, fut originellement rapportée par Gazin au genre *Sinopa*. La rangée dentaire montre l'espacement des deux premières prémolaires ; les cuspides du trigonide enserrent étroitement la préfosside ; le métaconide est plus fort et plus saillant que le paraconide. M_2 prédomine sur ses deux voisines. M_3 est fortement réduite malgré un long talonide qui est étroit et dépourvu de postfosside. De plus, Gazin signale la position postérieure de l'entoconide, très faible, et l'absence de crête entre trigonide et entoconide.

Certains de ces caractères se retrouvent chez *P. ? minor* qui, cependant, se différencie de *P. viverrinus*, par la persistance de l'ectocingulum aux molaires inférieures, la hauteur de P^2, plus spécialisée, la P^4 plus courte, et la moindre réduction de M_3 qui est plus primitive.

La forte régression de la dernière molaire rapproche *P. viverrinus*, de *Prolimnocyon* et des Limnocyonidae chez lesquels cette dent disparaît, soit qu'ils dérivent d'une souche commune, soit que le rameau de *Prototomus* ait réalisé, par convergence, des adaptations similaires.

Relations entre *P. ? minor* et les espèces européennes de *Prototomus*

Récemment encore, *Prototomus* semblait cantonné à l'Éocène inférieur (Wasatchien) d'Amérique du Nord. Des documents découverts depuis peu, paraissent montrer qu'il pourrait avoir également existé en Europe.

Rich (1972) a rapporté à ce genre une mandibule et quelques dents isolées, trouvées dans le Cuisien et le Sparnacien du bassin de Paris. Il a rapproché ce matériel de *Protoproviverra palaeonictides* Lemoine, au sujet duquel il adopte le point de vue de Van Valen qui le met en synonymie avec *Prototomus*. La troisième molaire inférieure, figurée par Rich, évoque fortement celle de *P. ? minor* mais elle se distingue de celle du néotype de *P. viverrinus*, par sa moindre réduction et par l'égalité des deux diamètres antéro-postérieur et vestibulo-lingual de son talonide.

Prototomus serait également présent dans les niveaux du Lutétien supérieur d'Egerkingen, sous la forme *P. torvidus*. Van Valen (1965), qui a décrit cette espèce nouvelle, n'est pas certain de sa détermination générique, car il ne parvient pas à trouver de critère distinctif entre *Prototomus* et *Proviverra*, autre que l'écartement plus important du paracône et du métacône chez ce dernier genre.

Prototomus torvidus et *P. ? minor* ont de nombreux points communs :

à la dentition supérieure :

- la forme de la P^4 avec un protocône étroit et triangulaire et des conules peu développés,
- la forme en V du protocône des molaires qui accompagne des conules réduits situés contre la base du paracône et du métacône,
- l'orientation des métacrista très obliques linguo-vestibulairement par rapport au paracône et au métacône.

à la dentition inférieure :

- la préfosside ouverte vers l'avant,
- le paraconide en courte lame,
- la base du métaconide saillante,
- la disposition identique des cuspides du talonide.

Il n'en subsiste pas moins des différences dans la longueur relative de M_3 par rapport à M_2, dans le développement des crêtes issues des conules, dans la séparation du paracône et du métacône, dans la profondeur du sinus du bord antérieur de P^4, qui pourraient caractériser un stade moins évolué chez *P. torvidus*.

Les espèces *P. torvidus* et *P. ? minor* sont probablement congénériques, mais elles pourraient appartenir à un genre différent de *P. viverrinus* qui, dès l'Éocène inférieur a une M_3 considérablement régressée.

L'hypothèse de la présence de *Prototomus*, en Europe, n'en est pas pour autant réfutée, pour deux raisons :

1) l'Amérique du Nord et l'Europe communiquent largement pendant l'Éocène inférieur et les deux continents ont de nombreux genres communs dans leur faune, jusqu'à l'Éocène moyen.

Source : MNHN, Paris

2) Dans l'état actuel des connaissances, les plus anciens Proviverrinés sont européens, ce qui semblerait indiquer que *Prototomus viverrinus* est un émigrant qui, faisant souche en Amérique du Nord, aurait donné naissance à d'autres Proviverrinae et aux Limnocyoninae.

Relations entre *Prototomus ? minor* et *Proviverra typica*

La première mention de Proviverrinae dans les niveaux du Lutétien inférieur ou moyen d'Egerkingen est due à Rütimeyer (1862) à propos d'un museau, en partie édenté, holotype de *Proviverra typica*.

Proviverra typica (pl. VI, fig. 1b) se démarque, à la fois de *Prototomus ? minor* et de *P. viverrinus*, par une adaptation moins poussée au régime carnivore. La P^4, avec un protocône parfaitement individualisé à mi-longueur de la dent, et accompagné de deux gros conules, est très caractéristique. A M^1, la préprotocrista et la postmétacrista relient la paroi vestibulaire aux conules égaux et distants du paracône et du métacône, qui sont bien séparés l'un de l'autre ; le protocône a encore une forme de cuspide arrondie.

Aux molaires inférieures, la base du métaconide est peu ou pas saillante ; le paraconide est petit, le protoconide plus proéminent labialement (pl. VII, fig. 2) l'ectocingulum est très développé ; le talonide de M_3 est long et étroit, la *crista obliqua* est courte. La disposition semi-molariforme de P_4 et le plus grand écartement du paracône et du métacône font de *Proviverra typica* une forme tardive, plus primitive que *Prototomus viverrinus*, ce qui ne peut pas se concilier avec la position ancestrale que Van Valen assigne à ce dernier genre.

Proviverra typica pourrait alors représenter un rameau conservateur détaché de la même souche que *Prototomus*, et ayant persisté jusqu'à l'Éocène moyen. Mais tant que les divers Proviverrinae américains et européens ne seront pas mieux connus, il sera difficile d'établir des synonymies et, par conséquent, les relations phylétiques entre les espèces des deux continents.

En conclusion, de tous les genres et espèces passés en revue, c'est avec *Prototomus torvidus* et *P. viverrinus*, tel qu'il est connu actuellement, que *P. ? minor* montre le plus d'affinités.

PROTOTOMUS ? cf. *MINOR*

Nous rapportons à *Prototomus* ? cf. *minor*, une très petite mandibule droite (UM 1764), portant P_4, M_1 et M_2 (pl. VII, fig. 4-5), ces deux dernières endommagées.

La longueur des alvéoles des trois molaires n'atteint que les deux tiers de celle de *P. ? minor* et les dimensions de chaque dent sont réduites dans la même proportion.

Les molaires se caractérisent par un talonide trapu, aux cuspides plus arrondies que chez *P. ? minor* ; l'hypoconide pointu aurait dominé les deux autres denticules. La cassure du métaconide rend délicate l'interprétation du trigonide.

Ce spécimen ressemble beaucoup à un fragment de mandibule gauche, figuré par Schlosser (1887, pl. IV, fig. 8, 10, 17, 23), sous le nom de *Proviverra typica* et que Martin (1906) a attribué à *Cynohyaenodon leenhardti*. Schlosser, sans doute influencé par l'opinion de Martin, revient quelques années plus tard sur sa détermination originelle et, dans une note infrapaginale des Mammifères du Fayoum (1911, p. 76, n. 5), il signale la nécessité de distinguer génériquement cette pièce, sans autre précision.

PROTOTOMUS ? BULBOSUS nov. sp.

Holotype. — Crâne coupé en arrière de la constriction postorbitaire. Conservé au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8595.

Source : MNHN, Paris

Synonymie. — pro parte *Cynohyaenodon minor* Filhol *in* Martin, 1906.

Horizon repère. — Inconnu.

Gisements. — Phosphorites du Quercy *s.l.*

Diagnose. — Proviverriné de petite taille ; prémolaires aux régions parastylaires tronquées et au diamètre vestibulo-lingual égal ou supérieur à la moitié de l'antéro-postérieur ; molaires supérieures au métastyle court et à ectocingulum large ; ectoflexus de M^2 profond ; molaires inférieures à ectocingulum important et continu ; métaconide plus haut que le paraconide à M_2 ; longueur du talonide de M_2 proportionnellement plus courte par rapport à celle du trigonide que chez *P. ? minor* ; M_2 plus longue que M_3.

Description

Cette espèce se distingue de la précédente par sa taille plus forte et le gonflement de ses prémolaires (pl. VI, fig. 1a) que rappelle sa dénomination spécifique.

Denture

A. — *Denture supérieure*

En plus de la convexité des prémolaires, il faut noter le moindre développement de leurs régions parastylaires, qui leur confère un aspect tronqué malgré la présence d'un épais cingulum sur P^4. Le sinus séparant la muraille vestibulaire du protocône est insignifiant. Le protocône volumineux et arrondi est suivi d'une cuspidiole donnant à la moitié linguale de la dent une forme carrée.

B. — *Denture inférieure*

Les régions parastylaires des prémolaires sont réduites. Le cingulum très fort souligne toute la base de leur couronne. Les molaires forment une série irrégulièrement croissante d'avant en arrière (fig. G4 et annexe III). Le métaconide étroit et piquant domine le paraconide encore court. L'ectocingulum est continu depuis le protoconide jusqu'à l'hypoconide, sur M_3. L'hypoconulide est aigu et l'hypoconide étroitement pincé forme une costule verticale plus nette que chez *P. ? minor* (Pl. VIII, fig. 1, 3).

La longueur et la largeur du talonide rapportées à celles du trigonide varient dans les mêmes limites que chez *P. ? minor*, à l'exception de M_2 dont le rapport des longueurs est plus faible (tabl. 3). La différence est due au début de régression du talonide en même temps que s'allonge le trigonide alors que, chez *P. ? minor*, le trigonide et le talonide s'accroissent et conservent des proportions relatives, identiques à celles de M_1.

Affinités

Prototomus ? minor et *P. ? bulbosus* se différencient, en première approximation, par les diamètres vestibulo-linguaux de leurs prémolaires. Nous avons donc envisagé la possibilité que cette distinction traduise le dimorphisme sexuel de *P. ? minor*. Mais les différences relevées sur les molaires suggèrent plutôt une séparation spécifique (fig. G2 et G3).

GENRE *PARACYNOHYAENODON* Martin 1906

Espèce type. — *Paracynohyaenodon schlosseri* Martin 1906.

Distribution géographique. — Phosphorites du Quercy *s.l.*

Répartition stratigraphique. — Inconnue.

Source : MNHN, Paris

Diagnose. — Proviverriné de petite taille. Prémolaires simples. Molaires formant une série croissante d'avant en arrière. Paraconide long. Protoconide haut, piquant et pyramidal. Métaconide petit, plus réduit sur M_3 que sur M_1. Talonide de M_3 court.

Remarque. — Ce genre est monospécifique depuis que Van Valen (1965) a établi que *P. morrisi* Matthew et Granger de l'Oligocène inférieur d'Irdin Manha (Mongolie) est conspécifique avec *Propterodon irdinensis*.

PARACYNOHYAENODON SCHLOSSERI Martin, 1906

Holotype. — Un fragment d'hémimandibule droite portant les trois molaires conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle (Suisse) sous le numéro Qu B 393. Figuré *in* Martin 1906 (pl. 16, fig. 5 et 5a).

Autre matériel. — Une hémimandibule droite (Ma Pq 60) ; une hémimandibule droite (UM 1761) ; un fragment de mandibule gauche (PLV 117) ; un fragment de mandibule droite (Qu 8539).

Horizon repère. — Inconnu.

Gisements. — Phosphorites du Quercy *s.l.*

Diagnose. — La même que celle du genre.

Description

(pl. VIII, fig. 1-3)

Disposant d'un matériel plus abondant que Martin, nous pouvons compléter ses observations et sa diagnose.

La dentition antérieure à P_1 est toujours inconnue.

P_1, biradiculée, avec sa racine postérieure deux fois plus volumineuse que l'antérieure, était contiguë à la canine. Martin, comparant la P_2 à celle de *Cynohyaenodon cayluxi*, estime analogue leur développement prédominant dans la série des prémolaires ; en fait, cette dent est d'une taille voisine de celle de P_3 et seulement un peu plus haute, selon la disposition courante des Proviverrinae.

Les trois dernières prémolaires possèdent une morphologie très semblable : de la deuxième à la quatrième, au dessus du cingulum renflé, se différencient graduellement le parastylide et le talonide. Ce dernier atteint son maximum de complexité sur P_4 où, court et large, il porte une cuspide principale au sommet comprimé en crête, alignée sur l'éconide et un tubercule accessoire minuscule porté par le cingulum lingual.

Des molaires, Martin a donné une description très fidèle dont voici les principaux éléments :

— longueur croissante (25 % environ) de la première à la troisième molaire, accompagnée d'un amincissement général (fig. G5 et annexe VI p. 191),
— trigonide largement ouvert sur la face linguale, en liaison avec la rotation linguo-vestibulaire du paraconide et la réduction du métaconide,
— paraconide allongé en lame,
— métaconide plus petit que le paraconide, fortement réduit à M_3,
— protoconide haut et mince, s'étalant modérément sur la face vestibulaire,
— talonide ayant atteint le stade évolutif de *Prototomus? minor*,
— ectocingulum plus oblique et plus long que chez *Cynohyaenodon*.

Sur ces deux derniers points, nous ne partageons pas l'opinion de Martin. Le cingulum externe n'a pas une orientation caractéristique, distincte de celle de *Cynohyaenodon*. En revanche, sur le talo-

Source : MNHN, Paris

nide nous avons relevé des différences qui paraissent significatives. Sa longueur par rapport à celle du trigonide représente un pourcentage plus faible que chez *Cynohyaenodon cayluxi* : 60 % sur M_1 et M_2, il n'atteint que 45 % sur M_3 où, particulièrement bref, il prend une forme triangulaire. Les rapports des largeurs du trigonide et du talonide très proches sur M_1 et M_2 (respectivement 93 et 90 %) tombent à 65 % pour M_3. Leurs proportions diffèrent peu des résultats obtenus chez *Cynohyaenodon cayluxi* (respectivement 98 %, 88 % et 60 %). Le rapport du diamètre vestibulo-lingual au diamètre antéro-postérieur conserve la même valeur (0,58) pour les trois molaires, alors qu'il décroît progressivement de M_1 à M_3 chez *P. ? minor* et *Cynohyaenodon cayluxi*. Selon Van Valen (1965), le trigonide de M_2 serait beaucoup plus petit que celui de M_3 et ceci constituerait un caractère générique. Mais l'accroissement de taille de M_3 par rapport à M_2 est du même ordre de grandeur que chez *Cynohyaenodon cayluxi*.

Dans l'ensemble, les cuspides du talonide tendent à perdre leur individualité et se fondent dans les crêtes entourant la postfosside, étroite et peu profonde. L'hypoconide occupe une position médiane sur le bord labial. La *crista obliqua* brève se redresse pour rejoindre la base du protoconide. L'hypoconulide pointu, isolé de l'hypoconide, se dresse en face de l'entaille séparant le protoconide du métaconide, sauf sur M_3 où il tend à s'unir avec l'entoconide.

La saillie de la base du paraconide sur la face linguale, consécutive à sa rotation linguo-vestibulaire et à la régression du métaconide, donne aux molaires un contour différent de celui, sinueux, de *C. cayluxi* et de *Prototomus? minor*.

Affinités

Paracynohyaenodon schlosseri ne montre pas d'affinités privilégiées avec les autres Proviverrinés européens de l'Éocène moyen ou supérieur. Il appartient vraisemblablement à un rameau qui a évolué parallèlement à celui de *Cynohyaenodon* ; ainsi pourraient s'expliquer les valeurs relatives comparables de leurs molaires. Cependant, par rapport à *C. cayluxi*, *Paracynohyaenodon schlosseri* est moins primitif ; il s'est engagé plus loin dans la réalisation d'une denture coupante (réduction du métaconide, étirement du paraconide et du protoconide, présence de crêtes sur le talonide). Mais il est resté en-deçà du stade atteint dès l'Éocène moyen par *Prodissopsalis*.

Une autre espèce de *Paracynohyaenodon*, *P. morrisi*, a été décrite par Matthew et Granger (1924), à partir d'une mandibule, en partie édentée, provenant de l'Oligocène inférieur d'Irdin Manha (Mongolie). Pour Van Valen (1965), *Paracynohyaenodon morrisi* est co-spécifique avec *Propterodon irdinensis* Matthew et Granger (1925b) des mêmes niveaux tandis que *Metasinopa* Osborn serait congénérique avec *Paracynohyaenodon* et *Anasinopa leakeyi* Savage, de l'Est africain.

Metasinopa est représenté dans la formation de l'Oligocène inférieur de Gebel Quatrani du Fayoum par deux espèces : *M. ethiopica* et *M. fraasi* qui constituent probablement une série phylétique [1]. La plus primitive, *M. ethiopica*, se distingue de *Paracynohyaenodon* : par le protoconide bas, le métaconide régressé ne formant qu'un ressaut à la base postéro-linguale du protoconide, le talonide réduit au seul hypoconide incliné lingualement. Ces différences montrent que *Metasinopa* a suivi une autre voie que *Paracynohyaenodon* et les relations entre les deux genres paraissent d'autant plus improbables que des Proviverrinés à cachet archaïque très marqué ont vécu en Égypte. Même si *Masrasector aegypticum* Simons et Gingerich, est trop tardif (Oligocène inférieur) pour avoir pu donner naissance à *Metasinopa*, l'éventualité d'une radiation africaine proviverrinée doit être envisagée avant toute tentative de liaison phylétique avec des formes européennes.

Il en est de même pour *Anasinopa leakeyi* qui semble être le fruit d'une évolution endémique, peut-être à partir de *Masrasector*, comme le suggèrent Simons et Gingerich (1974). Très vraisemblablement, il dérive d'un même ancêtre que *Dissopsalis*. Morphologiquement, il diffère de *Paracynohyaenodon* par le talonide molariforme et élevé de sa P_4, l'orientation franchement vestibulo-linguale du

1. Romer (1966) cite par erreur ce genre en Europe.

Source : MNHN, Paris

paraconide de M_1 et M_2, l'étroitesse du protoconide, l'ouverture linguale du talonide de ses molaires par régression de l'entocristide.

Pour le moment, *Paracynohyaenodon*, genre monospécifique, demeure donc cantonné à l'Europe occidentale et ne paraît pas avoir connu de prolongements évolutifs.

GENRE *QUERCYTHERIUM* Filhol 1880

Synonyme. — *Quercitherium* Filhol 1880.

Espèce type. — *Quercytherium tenebrosum* Filhol 1880.

Répartition géographique. — Euzet-les-Bains (Gard)
Phosphorites du Quercy *s.l.*

Diagnose. — Proviverriné de taille moyenne. Molaires tuberulo-sectoriales. Métacône deux fois plus volumineux que le paracône. Conules distincts. Ectocingulum presque rectiligne sur M^1, creusé d'un sinus sur M^2. M^3 aussi large que M^2 et M^1. Protoconide peu élevé. Métaconide réduit. Paraconide en forme de courte lame, séparé du métaconide par une étroite vallée.

Historique. — Au cours de la même année (1880), Filhol consacre à la découverte de *Quercytherium tenebrosum*, trois publications consécutives :

— à l'Académie des Sciences (p. 1579),
— au Bulletin de la Société philomatique de Paris (p. 120),
— au Bulletin des Sciences physiques et naturelles de Toulouse (p. 48).

Une erreur d'impression dans ce dernier travail incite Van Valen (1965) à substituer à la forme *Quercytherium*, traditionnellement admise, *Quercitherium* dont l'emploi répété par Filhol, en 1882 et en 1892, ne prouve pas irréfutablement les préférences de son créateur. Si on s'en tient aux deux autres mémoires de Filhol datant de 1880, la seule interprétation possible est celle d'une orthographe incorrecte dans le troisième. A la lumière des articles du Code international de Nomenclature zoologique concernant l'orthographe originale, l'interprétation de la date de publication et du nom le plus ancien, nous rejetons la proposition d'émendation de Van Valen comme injustifiée et nous rétablissons *Quercytherium*.

Jusqu'à présent ce genre était monospécifique. Mais le matériel venant des Phosphorites du Quercy se partage en deux lots dont les différences dépassent le cadre d'un dimorphisme sexuel. Nous leur avons reconnu une valeur spécifique : d'une part *Q. tenebrosum* Filhol et d'autre part *Q. simplicidens* Lange-Badré, 1975, qui possède des prémolaires moins spécialisées.

QUERCYTHERIUM TENEBROSUM Filhol, 1880

Synonymie. — *Quercitherium tenebrosum* Filhol, 1880 a, b, c
Quercytherium tenebrosum Filhol *in* Schlosser, 1887
Quercitherium tenebrosum Filhol *in* Filhol, 1892, fig. 1-3
Quercytherium tenebrosum Filhol *in* Martin, 1906, pl. 16, fig. 3
Quercytherium tenebrosum Filhol *in* Depéret, 1910
Quercytherium tenebrosum Filhol *in* Depéret, 1917, pl. 21
pro parte *Quercytherium tenebrosum* Filhol *in* Piveteau, 1935, pl. 1, fig. 2a, b, 3
Quercytherium tenebrosum Filhol *in* Savage, 1965
Quercitherium tenebrosum Filhol *in* Van Valen, 1965
Quercitherium tenebrosum Filhol *in* Van Valen, 1966

Source : MNHN, Paris

Holotype. — Une hémimandibule gauche portant la série dentaire complète, à l'exclusion de P_1. Figurée *in* Annales de la Société des Sciences physiques et naturelles de Toulouse (1880 pl. IV, fig. 12-14). Conservée sous le numéro Qu 8644 au M.N.H.N., à Paris.

Autre matériel : une hémimandibule gauche (Qu 8643) portant une série dentaire complète en arrière de l'alvéole de P_1 ; une hémimandibule droite (Qu 8645) avec M_2 et M_3 ; un fragment de maxillaire gauche (Qu 8646) portant la série dentaire postcanine ; un fragment de mandibule avec 3 molaires abîmées (Qu B397) ; une hémimandibule avec la série dentaire jugale complète (Bâle 1850).

Diagnose : Quercytherium aux prémolaires épaisses, se recouvrant partiellement. P^2 et P_2 globuleuses ; P^3 triradiculée. Molaires aux conules regressés. Dentaire épais et haut. M_3 plus petite que M_2.

Horizon repère. — Inconnu. Filhol mentionne seulement qu'à Villeneuve-d'Aveyron, *Q. tenebrosum* était associé à *Cynohyaenodon*.

Distribution. — Euzet-les-Bains (Gard), phosphorites du Quercy *s.l.* dont Villeneuve-d'Aveyron et Lamandine.

Répartition. — Ludien inférieur au minimum.

Description

Crâne

En 1892, Filhol décrivit et figura avec exactitude un maxillaire isolé, bien que ce mérite ait été attribué à Martin par Depéret. Mais il faut attendre les découvertes de Depéret (1917) à Euzet-les-Bains pour avoir une idée de la forme du museau. Depuis cette date, aucun matériel nouveau permettant de compléter la description n'a été découvert. Nous empruntons donc à cet auteur ses principales observations en y ajoutant quelques remarques personnelles.

Le museau est large et court. D'après les proportions du maxillaire (pl. IX, fig. 2), il n'a pu appartenir qu'à un animal brachygnathe, dont la région nasale était fortement dilatée par la saillie des racines des canines et des deuxièmes prémolaires ; la région frontale déprimée est encadrée par les crêtes supra-orbitaires qui se rejoignent rapidement au niveau, ou un peu en arrière, du rétrécissement postorbitaire pour former la haute crête sagittale. Contrairement à l'opinion de Depéret, il ne devait pas y avoir d'apophyses postorbitaires ; elles sont remplacées par des tubercules émoussés. L'arcade zygomatique prend naissance au-dessus de la quatrième prémolaire ; le foramen infraorbitaire, proche du bord antérieur de l'orbite, débouche au fond d'une dépression circulaire située au-dessus de P^3. L'orbite communique largement avec la fosse temporale. La voûte palatine a la forme d'un triangle isocèle qui s'élargit brusquement à partir de la dernière prémolaire.

Mandibule

Pas plus à Euzet-les-Bains que dans les phosphorites, n'a été trouvée de mandibule complète. Ni la symphyse, ni l'apophyse coronoïde, en particulier, ne sont connues.

La branche horizontale (pl. IX, fig. 3) est courte ; sa hauteur, considérable par rapport à celle des dents, s'accroît d'avant en arrière. À l'inverse, la forte épaisseur de sa région alvéolaire décroît et une légère dépression souligne l'emplacement des molaires. La moitié basilaire du corps mandibulaire reste uniformément épaisse. Son bord inférieur, large aussi, d'abord rectiligne, s'infléchit au départ de la branche montante et se termine par une région angulaire volumineuse.

Les deux foramens mentonniers s'ouvrent à mi-hauteur, sous les alvéoles postérieurs de la première et de la troisième prémolaires ; sur l'holotype, le premier s'est dédoublé et un pertuis débouche sous P_2.

La direction de l'apophyse coronoïde se déduit de ce qui subsiste de sa base : très redressée, elle forme avec l'horizontale un angle à peine supérieur à 90°.

La fosse massétérine s'étend en avant jusqu'au bord postérieur de la troisième molaire. Elle

Source : MNHN, Paris

est très profonde. Vraisemblablement, elle n'était pas limitée, à sa partie inférieure, par une crête condyloïde. En revanche, la crête massétérine supérieure est puissante, à la fois haute et robuste. Comme chez tous les Proviverrinae, elle conflue avec le bord antérieur de la branche montante. L'emplacement où s'insèrent habituellement les muscles *maxillo-* et *zygomatico-mandibularis* a disparu. Il n'y a pas non plus d'espace rétromolaire. La base de l'apophyse coronoïde s'élève immédiatement en arrière de la troisième molaire. Une fossette ovalaire en occupe le centre et prolonge la dépression vestibulaire inframolaire. Cette disposition suggère des muscles buccinateurs particulièrement développés.

La symphyse atteint P_3. Un faible sillon encadré de deux fines crêtes traverse toute l'épaisseur du bord ventral du corps mandibulaire jusqu'à M_2. Il s'agit probablement de la trace d'insertion des muscles mylo-hyoïdien et digastrique.

Sur la face linguale, le bord alvéolaire forme un surplomb sous les prémolaires. Ce n'est pas un véritable torus mais un épaississement du dentaire, peut-être en rapport avec l'élargissement des racines dentaires.

Denture

La denture antérieure à la première prémolaire n'est connue que par le matériel d'Euzet.

La formule dentaire 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M est conservatrice.

Dans l'ensemble, elle impressionne par sa remarquable massivité due au volume et à la forme globuleuse des prémolaires étroitement imbriquées : à elles seules, les quatre prémolaires occupent le double de la longueur des molaires. D'autre part, l'usure nivelle et aplanit fortement leur couronne.

A. — *Denture supérieure*

(pl. IX, fig. 2 ; pl. X, fig. 2)

Prémolaires. — Depéret (1917) fait état d'une morphologie similaire pour les quatre prémolaires, chacune comprenant un gros tubercule externe et une cuspide interne plus petite. En réalité, seule P^4 répond à cette description, les autres en diffèrent et possèdent des caractères individuels distinctifs.

P^1 est une dent dissymétrique, conique, assez petite. Une crête aiguë suivait son bord antéro-vestibulaire ; sa moitié postéro-linguale large ne porte pas de tubercule. Ses deux racines, fortes et jointives, compensaient le manque d'espace, sur la rangée dentaire, par une implantation oblique, en retrait de la canine et de la deuxième prémolaire.

P^2 est à la fois la plus volumineuse et la plus caractéristique des quatre prémolaires. Sa couronne, de contour grossièrement triangulaire, ne comprend qu'un cône volumineux dont les bords antérieur et postérieur s'effilent en une courte crête coupante. Aussi large que longue, elle fait saillie sur les faces vestibulaire et linguale, masquant partiellement les prémolaires adjacentes. L'épaississement coronaire a pour corollaire l'élargissement des 2 racines dont la postérieure est remarquablement forte.

P^3. La brièveté de l'espace réservé aux dents jugales, alliée à la prépondérance de P^2 ont contraint P^3 à effectuer une rotation de 45° environ vers la face linguale par rapport à son axe de symétrie. En conséquence, sa région parastylaire se trouve déportée lingualement ; le sommet de son éocône ne s'aligne pas sur ceux des autres dents mais est déplacé médialement. Sa face vestibulaire est en partie cachée par P^2 ; fortement convexe, elle est séparée de la face linguale par deux fines crêtes qui rejoignent des épaississements cingulaires à l'emplacement du parastyle et du métastyle. Il n'y a pas de protocône individualisé ; à son emplacement supposé, une éminence médio-linguale donne à la dent un contour isocèle, à base vestibulaire longue. Cette saillie dans le prolongement de l'éocône n'est pas portée par une racine indépendante.

Par son orientation et sa morphologie, P^3 joue le rôle de transition entre les prémolaires qui la précèdent et les dents jugales lui succédant.

P^4. Avec la quatrième prémolaire, la rangée dentaire perd sa disposition zigzaguante, pour retrouver un certain alignement.

Comme les deux précédentes, P^4 a une section isocèle mais cette fois, à base vestibulaire étroite. Son éocône, quoique important, demeure également plus modeste ; il est encadré de styles arrondis

Source : MNHN, Paris

bien individualisés dont se détache un cingulum lingual continu. Ce dernier contourne le protocône crescentiforme, situé en regard de l'éocône, à égale distance des deux extrémités de la dent.

Molaires. — Les deux premières molaires, isomorphes, diffèrent de la troisième, en cours de régression. Ensemble, elles représentent à peu près la moitié de la longueur des prémolaires.

Dans la disposition de leurs cuspides, le schéma proviverriné se reconnaît aisément mais elles s'engagent aussi dans la voie qui, par simplification, mène aux Hyaenodontinae.

Le paracône et le métacône, deux fois plus volumineux, fusionnent en partie ; un sillon sur leurs faces vestibulaire et linguale indique encore leurs limites. Blottis à leur base, se détachent faiblement le métaconule et le paraconule que deux crêtes relient à la fois au parastyle et au protocône. Celui-ci, très écarté de la paroi linguale de la muraille vestibulaire, précède nettement le parastyle. Crescentiforme, il étend ses deux cornes en direction des conules jusqu'à les rejoindre.

La lame effilée du métastyle prolonge le bras postérieur du protocône. D'une longueur égale à celle du paracône et du métacône, elle forme avec eux un angle très ouvert, voisin de 130°.

Le long de la face vestibulaire, le cingulum forme un large rebord coupant qui s'atténue et s'efface le long du métastyle. A son point de rencontre avec le cingulum antérieur s'élève un minuscule parastyle.

M^3, plus large que longue, est en partie régressée. Une cuspide unique, plus ou moins comprimée en crête, occupe l'emplacement à la fois du paracône, du métacône et du parastyle. Toute trace de conule a disparu. Les deux bras du protocône s'étirent en direction des deux extrémités de la face vestibulaire, bordée d'un cingulum. Ensemble, la cuspide vestibulaire et le protocône constituent une sorte de lame, perpendiculaire à l'axe de la rangée dentaire.

B. — *Denture inférieure*
(pl. IX, fig. 3a et 4a)

On ne peut rien dire au sujet des incisives qu'aucun spécimen n'a conservées. Quant à la canine, son alvéole indique une forte racine.

P_1 devait être une petite dent en partie dissimulée par la canine, en vue vestibulaire. Elle s'implantait par deux racines dont la postérieure était deux fois plus volumineuse que l'antérieure.

Les prémolaires suivantes décroissent progressivement de volume d'avant en arrière : les diagrammes de variations (fig. G5 et 6) montrent une tendance au dimorphisme sexuel.

P_2 est fixée par deux racines très élargies vestibulo-lingualement. Elle possède une forme remarquable, bulbeuse, à peine rétrécie en avant. Sa cuspide unique est encadrée par deux fines crêtes sur l'emplacement des arêtes mésio-linguale et vestibulo-postérieure. Le cingulum n'existe que sur la face postérieure où il a l'aspect d'un repli d'émail plaqué contre la base de la couronne.

P_3 et P_4 sont en moins volumineuses, les répliques de la deuxième. Elles comportent également une cuspide unique, mais les reliefs accessoires s'y détachent mieux, en particulier l'hypoconide. Complètement rejeté sur la face vestibulaire, il recouvre en partie la base de la dent suivante. De plus, le diamètre antéro-postérieur vestibulaire est supérieur au lingual.

Molaires. — Les trois molaires sont morphologiquement très semblables, autant qu'on peut en juger de la première car son trigonide est généralement nivelé au ras du talonide, selon l'usure couramment observée chez les Hyaenodontidae.

M_2 est la plus forte de la série, bien que la différence de taille soit faible (fig. G7 et annexe IV p. 190). Son talonide, aussi large que son trigonide, atteint à peine la moitié de la longueur de ce dernier.

Les trois cuspides du trigonide divergent autour de la préfosside. Le protoconide, pyramidal et piquant, domine nettement les deux autres. En avant de lui, le paraconide s'étire en une courte lame, épaisse, compromis entre la cuspide tétraédrique des Proviverrinae et le tranchant des Hyaenodontinae ; à sa base, sur les faces vestibulaire et linguale, persistent les vestiges du cingulum et du parastylide.

Le métaconide plus petit semble greffé sur le paraconide. Sa face linguale en est séparée par un sillon jusqu'à l'espace interradiculaire, alors que sa face postérieure se soude sur les deux tiers de sa hauteur à celle du protoconide.

Sur le talonide, la postfosside peu profonde est entourée par l'entoconide gros et haut, l'hypoco-

Source : MNHN, Paris

nulide petit, jumelé à l'entoconulide et l'hypoconide en crête, reliée par la *crista obliqua* au protoconide.

Par rapport à M_2, M_3 montre une forte régression qui se traduit par :

— un talonide triangulaire plus court et plus étroit,
— une préfosside largement ouverte sur la face linguale,
— un métaconide beaucoup plus petit.

La différence de hauteur entre protoconide et paraconide s'atténue en même temps que celui-ci s'allonge davantage, antéro-postérieurement. D'après les diagrammes de variations (fig. G7), il y a tendance au raccourcissement et à l'épaississement de M_3, entre les individus d'Euzet et ceux du Quercy.

Affinités

Par les adaptations de ses prémolaires, *Quercytherium tenebrosum* correspond à un type très original qui lui a permis de jouer un rôle bien défini dans la faune de l'Éocène supérieur d'Europe Occidentale. Van Valen (1966) a suggéré qu'une analyse des forces musculaires pourrait éclairer le mode d'action de la dentition, en particulier des dents broyeuses dont la position très antérieure sur la mâchoire paraît « inefficace ». Elle pourrait ouvrir des perspectives sur la biologie de cette espèce. Nous entamerons l'examen et la discussion de ses relations phylétiques, après l'étude de l'autre espèce *Q. simplicidens*, en accord avec elle. Nous mentionnerons cependant qu'il n'existe aucune différence entre les individus du Quercy et ceux d'Euzet-les-Bains.

QUERCYTHERIUM SIMPLICIDENS Lange-Badré, 1975

Holotype. — Une mandibule droite dont la branche montante, la région angulaire et la symphyse sont cassées. Elle porte les trois dernières prémolaires et les trois molaires. Conservée dans les collections du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine de l'Université Pierre et Marie Curie à Paris. Figurée *in* Problèmes actuels de Paléontologie, Colloque n° 218, C.N.R.S. 1975, p. 676,

Paratype. — Un crâne presque complet, figuré par Piveteau, 1935, pl. I, fig. 1, 1a, 1b. Conservé au M.N.H.N. à Paris sous le numéro Qu 8642.

Autre matériel. — Une hémimandibule droite (ACQ 1767) avec les trois molaires ; un fragment de mandibule portant M_2 (Bâle 299).

Niveau. — Le crâne porte la mention Memerlin. Par recoupement, à partir de tout le matériel provenant du même centre d'extraction, un âge éocène supérieur peut être avancé.

Distribution. — Cette espèce est inconnue en dehors des phosphorites du Quercy, pour le moment.

Diagnose. — A la diagnose donnée précédemment (Lange-Badré 1975) ; *Quercytherium* aux « prémolaires étroites et chevauchantes, P_2 étroite, non dilatée ; série des molaires inférieures régulièrement croissante d'avant en arrière ; métaconide non réduit ; talonide large même sur M_3 ; dentaire mince et bas », nous ajoutons la présence d'une P^3 biradiculée, d'un parastylide aux molaires inférieures, de conules bien individualisés sur M^2, et d'une M^3 moins réduite que chez *Q. tenebrosum*.

Description

Crâne

Il n'y a pas grand-chose à ajouter à la description succincte que Piveteau (1935, p. 86) a donnée de l'ensemble du crâne. Parmi les caractères qu'il a cités, beaucoup, d'origine primitive, ne permettent

Source : MNHN, Paris

pas de le distinguer de celui de la plupart des Proviverrinae, à l'exclusion du canal infraorbitaire très court, débouchant par un énorme orifice sur la face, au-dessus de la troisième prémolaire.

Nous apportons des compléments au sujet de la fosse orbito-temporale, négligée jusqu'à présent, puis nous examinons l'interprétation de la base du crâne telle que l'ont donnée Piveteau et Van Valen (1966).

Fosse orbito-temporale. — La fosse orbito-temporale (pl. IX, fig. 1) s'ouvre largement sur la paroi latérale. Elle occupe environ la moitié de la longueur du crâne, depuis l'orifice lacrymal jusqu'à la racine squamosale de l'arcade zygomatique. Aucune apophyse orbitaire ou jugale ne sépare la partie orbitaire de la temporale.

Sous une fine crête prolongeant le bord antérieur de la cavité glénoïde, à la hauteur du plafond du canal naso-pharyngien s'étagent, d'arrière en avant, le foramen rond très volumineux, la fente sphénoïdale et le foramen orbitaire, très proches l'un de l'autre. A la rencontre du frontal, du maxillaire et du palatin, s'ouvre le canal sphéno-palatin. Apparemment, il n'y a pas de foramen ethmoïdal.

L'extension des différents os constituant la paroi orbitaire ne peut pas être déterminée de façon précise. L'orbitosphénoïde semble avoir été assez petit. La suture pariéto-frontale s'élève en direction de la crête sagittale, à peu de distance du foramen orbitaire.

Base crânienne. — Piveteau a reconnu les principaux éléments de la base du crâne dont le plus caractéristique est sans doute l'apophyse paroccipitale en forme de cuiller (fig. 9 ; pl. X, fig. 1). Par comparaison, l'apophyse mastoïde est faible, réduite à une rugosité derrière le méat auditif externe, comme chez tous les Hyaenodontidae.

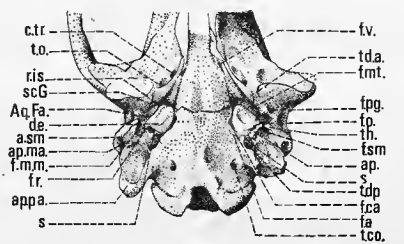


FIG. 9. — *Quercytherium simplicidens*. Interprétation de la région otique, d'après Qu 8642. × 1.

a.p., apophyse du pétreux ; ap.ma, apophyse mastoïde ; am.pa, apophyse mastoïdo-paroccipitale ; a.q.Fa, sortie de l'aqueduc de Fallope ; a.s.m., apophyse squamoso-mastoïde ; c.tr., canal transverse ; de, dépression ; f.a., facette articulaire ; f.c.a, foramen carotidien ; f.m.m., *fossa muscularis major* ; f.mt, fosse mésotympanique ; f.o., fenêtre ovale ; f.pg, foramen postglénoïdien ; f.r., fenêtre ronde ; f.s.m., foramen stylomastoïdien ; f.v., foramen vidien ; r.i.s., sillon pour le rameau inférieur de l'artère stapédienne ; s., sillon ; sc.G., scissure de Glaser ; t.co, trou condylien ; t.d.a., trou déchiré antérieur ; t.d.p., trou déchiré postérieur ; th. tympanohyal ; t.o. trou ovale.

Le rocher contracte avec les os circonscrivant la fosse otique les mêmes rapports que chez *Cynohyaenodon cayluxi*. Il a une forme de parallélipipède rectangle et, dans les irrégularités de sa surface, s'identifient mal les sillons qu'ont pu tracer les ramifications de l'artère carotide interne. Sa face ventro-latérale est creusée d'une dépression allongée à partir de la fenêtre ronde ; un renflement de l'apex du périotique la sépare du *foramen lacerum anterius*. Van Valen (1966) suppose que cet enfoncement était emprunté par l'artère du promontoire. Il peut aussi avoir servi de réceptacle à l'ectotympanique

Source : MNHN, Paris

qui s'appuyait par ailleurs sur le squamosal à proximité du foramen postglénoïdien et sur une côte de l'apophyse mastoïde. L'artère du promontoire aurait cheminé plus latéralement à l'abri de l'arrête des faces ventro-latérale et dorso-latérale. Il est exact qu'une gouttière traverse toute la face postérieure du pétreux en direction de la fenêtre ovale et entaille horizontalement le rebord de la fenêtre ronde ; à un niveau supérieur, un large sillon relie fenêtre ronde et *foramen lacerum posterius*. Enfin, une autre dénivellation prend en écharpe l'angle postéro-latéral du rocher. Devant tant de trajets possibles pour l'artère stapédienne et l'artère du promontoire, les arguments manquent pour retracer leur parcours de façon indiscutable.

Le basioccipital est échancré très en avant, environ aux 2/3 postérieurs du bord médial de la fosse otique, pour le passage de l'entocarotide. Van Valen a interprété la surface inclinée qui précède le foramen carotidien comme la facette d'articulation de l'entotympanique. Il se pourrait que ce soit seulement la trace de l'endocarotide.

Pas plus que chez *Cynohyaenodon*, il n'y a ici de canal de l'alisphénoïde. Piveteau et Van Valen ont pris pour son orifice postérieur un pertuis perforant le mur antérieur du trou ovale. D'après son orientation, il correspond vraisemblablement à l'entrée du canal transverse se rendant à l'antrum.

L'artère maxillaire interne a laissé son empreinte sur la face latérale du processus ptérygoïdien de l'alisphénoïde. Elle était soutenue ventralement par un épaississement de la paroi, jusqu'à la hauteur du trou rond.

Quant au trou condylien, il est unique, très éloigné de la fosse otique et du *foramen lacerum posterius*, selon la disposition habituelle des Proviverrinae.

Denture

La formule dentaire postcanine est la même que celle de *Q. tenebrosum* : 4/4 P, 3/3 M.

Nous avons choisi d'étudier prémolaires et molaires par référence à *Q. tenebrosum* afin de mieux marquer les différences entre les deux espèces.

A. — *Denture supérieure*

Derrière l'alvéole de I^3, le bord alvéolaire du prémaxillaire est déprimé en une cupule comme chez *Cynohyaenodon* ; la pointe de la canine inférieure devait y prendre place.

Les deux prémolaires en place ont un volume « normal », à cause d'un moindre développement de l'éocône et des reliefs accessoires plus apparents que chez *Q. tenebrosum*.

P^2 est renflée à la base de son flanc postéro-lingual et une cuspide postéro-vestibulaire s'esquisse derrière l'éocône.

Les alvéoles des deux racines de P^3 ont sensiblement la même taille, voisine de celles de P^2.

P^4 se caractérise par un protocône crescentiforme écarté de l'éocône, lequel est également isolé du court métastyle par un sillon. Un large bourrelet cingulaire ceinture toute la base de la couronne.

Les molaires, dans l'ensemble, sont plus primitives que celles de *Q. tenebrosum*. Un véritable parastyle se dresse au point de rencontre des cingulums continus, antérieur et vestibulaire. Les conules, en particulier le métaconule, sont bien développés. Le paracône et le métacône piquants sont fusionnés sur une moins grande hauteur. Le métastyle forme un angle de 115° avec le paracône et le métacône (contre 130° chez *Q. tenebrosum*).

Sur M^2, aussi large que M^1, le parastyle reste distinct du paracône, le métastyle vestigial et les conules persistent.

B. — *Denture inférieure*

(pl. VIII, fig. 4a ; pl. IX, fig. 3b et 4b)

Ici aussi les caractères primitifs dominent et la morphologie demeure d'un modèle plus « classique ». Prémolaires et molaires constituent chacune une série croissante d'avant en arrière (cf. annexe V).

Outre leur chevauchement, les prémolaires se distinguent par le développement progressif

Source : MNHN, Paris

de leur parastyle et du talonide qui, sur P_4, porte une cuspide vestibulaire (hypoconide) et un bassin lingual, entourés du cingulum.

Aux molaires, les trois cuspides fondamentales du trigonide divergent moins et par conséquent la préfosside est plus étroite. Le métaconide n'a pas amorcé sa régression, il conserve une plus grande indépendance vis-à-vis du paraconide auquel il est lié seulement par la base. Il n'y a ni parastylide, ni cingulum lingual. Le talonide aussi large que le trigonide, est proportionnellement plus long que celui de *Q. tenebrosum*. Celui de M_3 a à peine ébauché sa réduction. Les postfossides sont un peu plus profondes et bordées simplement par l'hypoconide, l'hypoconulide et l'entoconide M_2 est plus courte que M_3.

Que *Q. simplicidens* soit apparenté à *Q. tenebrosum* ne fait aucun doute. La présence concomitante des deux espèces dans les phosphorites du Quercy pose un problème sur la nature de leurs relations. Descendent-ils l'un de l'autre où dérivent-ils d'un même ancêtre ?

Discussion

A la suite de Filhol, la plupart des auteurs ont été impressionnés par le cachet hyénoïde des prémolaires de *Q. tenebrosum*, ce qui leur fit négliger ses autres caractères. Sa spécialisation fut l'arbre cachant la forêt. Or, il convient de rappeler que de nombreux Mammifères possèdent des prémolaires plus ou moins dilatées : *Didelphodon* et *Sarcophilus* (Marsupiaux), *Mioclaenus* et *Claenodon* (Condylarthres), à un degré moindre *Crocuta*, *Hyaena* et *Enhydra* (Fissipèdes), *Teratodon* (Créodontes) ! Clemens (1968) interprète cette modification en rapport avec la protection de la gencive contre les particules alimentaires dures ou abrasives, de préférence à une tendance à l'accroissement des surfaces occlusales en contact. Qu'il s'agisse ou non d'un mécanisme protecteur, son apparition dispersée dans des ordres aussi différents lui fait perdre toute signification phylétique. En dehors de son appartenance aux Proviverrinés en raison de l'absence de carnassière différenciée, les relations phylétiques de *Q. tenebrosum* demeurent énigmatiques et lui ont toujours valu d'occuper une place isolée dans la sous-famille.

Schlosser croit à une dérivation à partir de la souche de *Paleonictis* (Oxyaenidae), ce qui est impossible.

A la suite de Filhol, Depéret (1917) et Piveteau (1935) ont tenté un rapprochement avec *Cynohyaenodon* dont les prémolaires sont également épaissies. Ces auteurs concluent au parallélisme évolutif (d'ailleurs *Cynohyaenodon* aurait été trop « récent « pour jouer un rôle d'ascendant). Ce qui est connu à présent des tendances évolutives des Hyaenodontidae confirme totalement leurs vues : la dilatation des prémolaires est inscrite dans leur génome depuis une époque lointaine et se manifeste dans plusieurs rameaux, sans constituer un lien phylétique étroit.

Q. simplicidens, à la fois moins spécialisé et plus primitif que *Q. tenebrosum* jette un pont en direction du principal courant évolutif des Proviverrinae... mais il n'éclaire pas davantage l'origine du genre. En 1975, nous avons suggéré l'existence d'affinités possibles avec *Prodissopsalis*, de l'Éocène moyen du Geiseltal. Ce dernier ne saurait cependant être directement impliqué, car l'orientation et l'étirement du métastyle, l'ouverture du trigonide, la réduction du métaconide de M_3 l'engagent déjà dans une voie plus coupante que *Q. simplicidens*. Encore une fois, les relations phylétiques entre les deux formes de l'Éocène supérieur et de l'Éocène moyen transparaissent en filigrane, en suivant les jalons accessibles.

Enfin nous rappellerons que Savage (1965) a proposé de réunir dans une même famille (Teratodontidae), sur la base d'une combinaison unique de caractères existant à l'état dispersé chez Oxyaenidae et Hyaenodontidae, *Quercytherium* et un genre nouveau, *Teratodon*, du Miocène inférieur du Kenya et présentant une spécialisation analogue des prémolaires. Ayant déjà fait valoir (Lange-Badré, 1975) que, sur le plan de la phylogénie, la prise en considération des spécialisations comporte des risques d'erreur dans la reconnaissance des affinités réelles, nous ajouterons seulement que la comparaison point par point des molaires supérieures et inférieures des deux genres montre que celles de *Teratodon spekei* sont plus primitives que celles de *Q. simplicidens*. D'après les fragments crâniens associés, les sutures sont très découpées ; le bord de l'orbite porte un petit tubercule lacrymal, le palais est fortement rétréci au niveau des P2 et P3 qui sont les dents les plus volumineuses de la rangée. Il se pourrait même

Source : MNHN, Paris

que *Teratodon* ne fût pas un Hyaenodontoidea et qu'il eût acquis par convergence des adaptations similaires des prémolaires, pour autant qu'on puisse en juger d'après l'état de conservation.

* * *

Actuellement, les faunes de l'Éocène moyen sont connues de façon trop fragmentaires pour qu'on puisse retracer les liens phylétiques qui les unissent à celles de l'Éocène supérieur ; de nombreuses et importantes lacunes contribuent à donner une image incomplète et fausse de leurs relations. Une coupure artificielle, admise jusqu'à présent, tendait à isoler les Proviverrinae du Bartonien de ceux du Lutétien et du Cuisien ; elle incitait à penser qu'un renouvellement était intervenu à ce moment-là. L'étude anatomique précédente a mis en évidence une certaine continuité. Des relations plus ou moins étroites se dessinent. La plupart des espèces (*Cynohyaenodon cayluxi*, *Prototomus ? minor* et *P. ? bulbosus*) sont les héritiers de genres anciens, poursuivant la voie évolutive tracée antérieurement. Mais le resserrement des liens n'exclut pas toute originalité et l'endémisme qui régnait dans la province européenne à cette époque donne un cachet particulier à la faune, favorisant même, semble-t-il, l'apparition de spécialisations originales qu'illustre par exemple *Quercytherium*.

Dans l'état actuel des connaissances, il n'y a aucune preuve que les Proviverrinae aient persisté en Europe occidentale au-delà de l'Éocène supérieur. Ils ne sont jamais mentionnés dans les faunes de l'Oligocène inférieur, tel qu'il a été défini précédemment, parce qu'ils n'ont pas franchi la « Grande Coupure » et se sont éteints sans descendance. D'ailleurs, il faut remarquer que, même pendant la fin de l'Éocène, ils sont demeurés cantonnés à des zones géographiques restreintes et qu'ils sont rares en dehors du Quercy. Ils ne figurent ni à La Débruge, ni dans les Bembridge beds, ni dans les gisements de Souabe et de Franconie, ni en Espagne, jusqu'à présent.

Le rétablissement des connexions continentales asiatico-européennes n'est probablement pas étranger à leur disparition comme à celle de nombreuses espèces appartenant à des familles variées de Placentaires. Mais pour les Proviverrinae, il faut vraisemblablement ajouter la concurrence des Carnivores Fissipèdes à laquelle ils ne purent résister.

Source : MNHN, Paris

Deuxième partie

Sous-famille Hyaenodontinae

INTRODUCTION

La sous-famille des Hyaenodontinae comprend des genres étroitement adaptés au régime carnassier. Les molaires sont spécialisées dans le sens coupant par perte des cuspides linguales et par allongement antéro-postérieur des vestibulaires. Un couple de molaires (M^2/M_2), prédominant en taille, remplit plus précisément les fonctions de carnassières ; sa position est caractéristique de la sous-famille de même que la présence de carnassières accessoires en M^1/M_2. C'est la différenee fondamentale avec les Carnivores Fissipèdes chez lesquels les potentialités sectoriales se concentrent sur un couple dentaire unique P^4/M_1.

Les plus anciens représentants européens actuellement connus ont été recueillis dans le Sparnacien du bassin de Paris. Au cours de l'Éocène supérieur, ils se sont abondamment diversifiés en Eurasie où ils semblent avoir précédé les félins dans leurs niches écologiques. Au cours de l'Oligoeène, les transformations paléogéographiques et paléoclimatiques, conjointement avec la différenciation des Félidés, contribuent à dissocier l'aire de répartition des Hyaenodontinae et à les rejeter à la périphérie. Quelques genres vont persister jusqu'au Miocène inclus : *Megistotherium* Savage en Afrique orientale, *Hyainailouros* Biederman en Europe occidentale, *Dissopsalis* Pilgrim, en Asie.

GENRE *PTERODON* Blainville, 1839

Espèce-type. — *Pterodon dasyuroides* Blainville, 1839.

Autres espèces. — *Pterodon africanus* Andrews 1906
Pterodon phiomensis Osborn, 1909
Pterodon dakhoensis Chow Minchen, 1975.

Répartition géographique. — Allemagne, Angleterre, France, Suisse, Égypte, Chine.

Distribution stratigraphique. — Ludien.

Diagnose. — Hyaenodontinae de taille moyenne ; formule dentaire : 2/2 I, 1/1 C, 4/4-3 P, 3/3 M ; paracône plus haut que métacône ; protocône conique ; métastyle plus long que le paracône et le métacône réunis ; protoconide un peu plus haut et plus étroit que le paraconide ; métaconide régressé ; talonide comprimé et petit.

Historique. — C'est à l'occasion d'un rapport critique du mémoire de Laizer & Parieu sur le *Hyaenodon leptorhynchus* que Blainville mentionna pour la première fois, en 1839, dans une note infrapaginale le genre *Pterodon* : « J'ai de nouveau étudié ce fossile des plâtres du bassin de Paris et j'ai acquis

Source : MNHN, Paris

la certitude que c'est un carnassier monodelphe : j'en parlerai dans mon travail paléontologique sous le nom de *Pterodon dasyuroides*. » (Annales françaises et étrangères d'Anatomie et Physiologie, 1839, 3, p. 23).

Blainville fait allusion à une voûte palatine aux rangées dentaires incomplètes, que Cuvier avait recueillie dans le gypse du bassin de Paris et présentée en 1828, à l'Académie des Sciences, comme ayant appartenu à une espèce de Thylacine de grande taille. Cette pièce, dont Cuvier se proposait de donner la description quand la mort mit un terme à ses travaux, est encore mentionnée sous cette dénomination dans son Discours sur les Révolutions du Globe (1830, p. 335), bien que Blainville la désigne, dans son Ostéographie (1841, p. 42), comme le « prétendu Dasyure de M. G. Cuvier ». L'espèce-type de *Pterodon* tire donc son nom d'une confusion de Blainville qui n'en rejette pas moins les prétendues affinités avec les Marsupiaux et la sépare de *Hyaenodon* de Laizer & Parieu et Dujardin ainsi que des ossements attribués par Cuvier à un « genre voisin des Coatis et des Ratons », syntypes du *Taxotherium parisiense* Blainville.

Les conclusions de Blainville soulevèrent de vives critiques de la part de ses contemporains. Dès lors et pendant plusieurs décennies, les deux concepts, *Pterodon* et *Hyaenodon*. sont étroitement imbriqués. Pomel (1846) nie les distinctions génériques entre *Pterodon*, *Hyaenodon* et *Taxotherium*. Estimant que les caractères observés ne s'accordent pas avec ceux des genres et espèces actuels, *Hyaena* et *Meles taxus*, il ne retient ni *Taxotherium*, ni *Hyaenodon* et donne la préférence à *Pterodon*, dans une acception plus large que celle de Blainville. Pour Pomel, les variations observées sont d'ordre spécifique et il confond les trois genres en un seul tétraspécifique : *Pterodon*.

P. cuvieri Pomel pour *Taxotherium parisiense* Bl.
P. parisiensis pour *P. parisiensis* Bl. [1].
P. leptorhyachus Pomel pour *Hyaenodon leptorhynchus* Laizer & Parieu
P. brachyrhynchus Pomel pour *Hyaenodon brachyrhynchus* Bl.

En outre, il maintient ce genre à la place que Cuvier lui avait assignée, au voisinage des Thylacines et des Dasyures, à l'encontre des assertions de Blainville. Quelques années plus tard (1853), Pomel revient sur sa position et n'admet plus que les deux genres, *Pterodon* et *Hyaenodon* (inclus *Taxotherium*).

Gervais (1848-1852) démêle l'imbroglio en apportant la preuve formelle de l'individualité de *Pterodon* et de *Hyaenodon* à partir du matériel provenant de La Débruge. Cependant l'année suivante (1853), Pictet, adoptant encore partiellement le point de vue de Pomel, propose une désignation unique pour tout le matériel auquel il réserve le nom de *Hyaenodon*.

Par la suite Filhol (1876b-1877) fait connaître de nombreuses pièces bien conservées venant des phosphorites du Quercy et toute confusion devient impossible.

Depuis 1906, année où parut le travail de Martin, premier réviseur, le nom de *Pterodon dasyuroides* Blainville est unanimement adopté.

PTERODON DASYUROIDES Blainville, 1839

Holotype. — Une voûte palatine portant P^4, M^1 et M^2 à droite, P^2, P^3, P^4, M^1 et M^2 à gauche. Conservée au M.N.H.N. à Paris.

Synonymie. — *P. parisiensis* Blainville, 1841-42
P. parisiensis Pomel, 1846
P. cuvieri et *P. coquandi* Pomel, 1853
pro parte *Hyaenodon parisiensis* Pictet, 1853
P. biincisivus Filhol, 1876b
P. quercyi Filhol, 1882
Oxyaena gallicae Filhol in Lyddekker, 1884

1. Nom spécifique sous lequel est figurée l'espèce-type de *Pterodon* dans l'Atlas de l'Ostéographie de Blainville (1841, pl. XII), sans doute pour rappeler son lieu de découverte.

Source : MNHN, Paris

Diagnose. — *Pterodon* aux prémolaires basses à faible dilatation distale ; molaires supérieures à paracône distinct en partie du métacône ; protocône non réduit ; conules en voie de disparition ; parastyle toujours présent. Angle formé par le diamètre antéro-postérieur du pseudamphicône et celui du métastyle voisin de 135°. Molaires inférieures aux paraconide et protoconide de même forme mais de hauteur inégale, formant entre eux un angle de 170° environ.

Horizon repère. — Gypse de Montmartre.

Distribution. — *Pterodon dasyuroides* est un élément fréquemment cité dans les listes fauniques de l'Éocène supérieur, en Europe occidentale. Il a été signalé :

— en France : dans le gypse de Montmartre, les phosphorites du Quercy, Les Ondes (Lot-et-Garonne), La Débruge (Vaucluse), Mas-Saintes-Puelles et Villeneuve-la-Comptal (Aude), Baby (Seine-et-Marne).

— en Angleterre : Ile de Wight, Bembridge limestones.

— en Allemagne : Frohnstetten.

— en Suisse, Obergosgen, Gosgen Kanal.

Matériel. — La majeure partie du matériel étudié ici provient des récoltes anciennes de Filhol, les recherches récentes dans les phosphorites du Quercy n'ayant pas abouti à la découverte de restes qui puissent être attribués à ce genre et à cette espèce.

Les pièces types (voûte palatine, arrière-crâne, divers os des membres) conservées dans les collections du M.N.H.N. ont servi d'éléments de comparaison et de référence car Blainville et Gervais en ont fort minutieusement observé les caractères. Leur diagnose est toujours valable dans une perspective typologique.

Il a paru également intéressant d'examiner des matériels de provenances diverses (France, Suisse, Grande-Bretagne), souvent mieux datés stratigraphiquement, en vue de pallier partiellement l'imprécision du niveau stratigraphique des individus quercinois.

Malgré une relative abondance, il faut noter que le genre *Pterodon* est encore mal connu, excepté sa dentition. Pour le crâne, seuls certains aspects ont été abordés successivement par Filhol (1884), Piveteau (1935) et Guth (1964). Quant à Schlosser (1911), il s'est attaché à la recherche des différences entre les deux espèces, *P. africanus* du Fayoum et *P. dasyuroides*.

Description

Crâne

Le crâne de *Pterodon dasyuroides* conserve les proportions caractéristiques de celui des Proviverrinae : sa hauteur maximale atteint à peine le tiers de sa longueur totale. Son profil sagittal rectiligne rend encore plus sensible ce manque d'élévation de la voûte crânienne.

A l'étroit museau cylindroïde à peine renflé au niveau des racines des canines, fait suite une boîte crânienne également rétrécie, en forme de sablier, plus courte que le crâne facial.

Face supérieure (fig. 10 ; pl. XI, fig. 1). — Les nasaux, convexes dorsalement, s'étendent loin en arrière, au-delà du bord antérieur de l'orbite. Après avoir émis une courte apophyse en direction du lacrymal, ils entrent en contact avec les frontaux par une suture en W. Au-dessus de l'ouverture des narines externes, leur bord rostral est à peine échancré et il n'y a pas d'épine médiane.

Les bosses frontales peu proéminentes encadrent une faible dépression médiane, largement ouverte vers l'avant. En l'absence des apophyses postorbitaires, les frontaux sont tronqués au-dessus de l'orbite. Les crêtes supraorbitaires, émoussées, prennent naissance en retrait du bord supérieur de l'orbite, sous forme d'une rugosité triangulaire ; elles rejoignent rapidement le plan sagittal, en avant de la constriction postorbitaire. La suture coronale est oblitérée sur tous les spécimens, empêchant de préciser sa position par rapport à la constriction postorbitaire et de déterminer l'extension des frontaux vers la face occipitale.

La voûte crânienne paraît essentiellement formée par les pariétaux. Il s'en détache progressive-

Source : MNHN, Paris

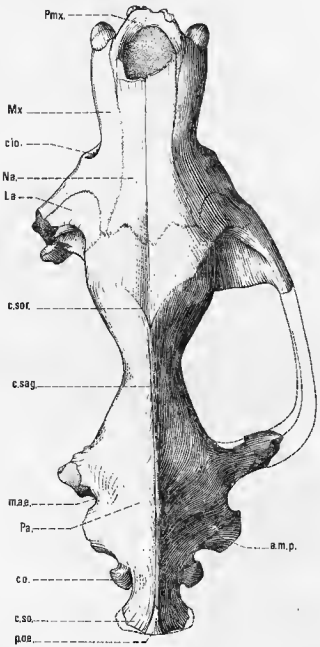


FIG. 10. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Crâne (Qu 8301). Face supérieure. × 2/3.

a.m.p., apophyses mastoïde et paroccipitale ; o.c.i, orifice du canal infraorbitaire ; c.o., condyle occipital ; c.sag., crête sagittale ; c.so., crête supraoccipitale ; c.sor, crête supraorbitaire ; La, Lacrymal ; Mx, Maxillaire ; m.a.e., méat auditif externe ; Na, Nasal ; Pa, Pariétal ; p.o.e., proéminence occipitale externe ; Pmx, Prémaxillaire.

Source : MNHN, Paris

ment la crête sagittale, élevée et mince, qui rencontre l'épaisse crête supraoccipitale en formant une petite facette triangulaire, équivalent de la protubérance occipitale externe.

La largeur maximale de la boîte crânienne excède à peine celle des frontaux au niveau du bord supérieur de l'orbite.

Face latérale (fig. 11 ; pl. XII, fig. 1) —. Les prémaxillaires sont courts ; ils s'insinuent sur une faible distance entre nasaux et maxillaires et précèdent de peu la canine. Leurs bords antéro-supérieurs épais encadrent une ouverture nasale grossièrement cordiforme et subverticale dont la largeur maximale se situe au niveau de la suture prémaxillaire — nasal. Leur bord incisif est creusé, en avant de la canine, d'une étroite gouttière où venait se loger la canine inférieure.

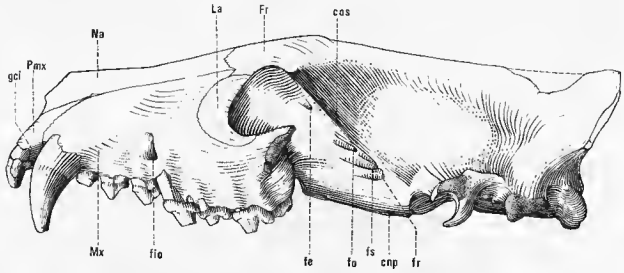


FIG. 11. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Crâne (Qu 8301). Face latérale. × 2/3.

c.np., canal nasopalatin ; c.o.s., crête orbitaire supérieure ; f.e., foramen ethmoïdal ; f.o., foramen optique ; Fr, Frontal ; f.r., foramen rond ; f.s., fente sphénoïdale ; g.c.i., gouttière pour la canine inférieure ; La, Lacrymal ; Mx, Maxillaire ; Na, Nasal ; Pmx, Prémaxillaire ; t.io., trou infraorbitaire.

La faible saillie de la racine de la canine sur le haut maxillaire est suivie d'une dépression allongée, précédant la longue fente du canal infraorbitaire qui débouche au-dessus de la racine antérieure de P^4. Sous l'orbite, une forte côte soulignant la naissance de l'arcade zygomatique traverse le maxillaire et la *pars facialis* du jugal réduite à son apophyse supérieure. Le lacrymal déborde largement sur la face en un vaste demi-cercle qui restreint considérablement le contact frontal-maxillaire. Il n'y a pas de tubercule lacrymal. La position basse de la suture pariéto-squamosale témoigne de la part importante prise par le pariétal dans l'édification des parois latérales du crâne. Celles-ci ne sont pas convexes mais très inclinées vers les arcades zygomatiques, d'où la section transversale triangulaire du crâne. Les racines squamosales des arcades zygomatiques se trouvent en position tout à fait marginale ; à la différence des carnassiers actuels, elles ne sont pas sous la paroi temporale du crâne, mais à l'extérieur de celle-ci ; elles surmontent en auvent le méat auditif externe en forme de fer à cheval, puis elles se raccordent au jugal suivant une légère courbe.

La crête sagittale s'élève progressivement à partir des frontaux, de nombreux foramens vasculaires perforent sa base.

La mastoïde est pratiquement dépourvue d'expansion squameuse ; elle est littéralement coincée entre le processus rétrotympanique du squamosal qui la borde d'un croissant en avant et l'apophyse paroccipitale de l'exoccipital qui lui est étroitement soudée. Nous réservons à cet ensemble massif,

Source : MNHN, Paris

le nom d'apophyse mastoïdo-paroccipitale. Cette disposition, décrite également chez certains Artiodactyles primitifs, détermine entre squamosal et exoccipital, un long contact dont la suture se perd dans la crête mastoïde. Comme chez les Artiodactyles aussi, le supraoccipital passe sur la face latérale. La crête nuchale est constituée uniquement par le supraoccipital, sans participation du pariétal ou du squamosal. Elle est très élevée, inclinée de l'arrière vers l'avant, du vertex à la base du crâne.

Les condyles occipitaux, très apparents en vue latérale, se projettent fortement en arrière de la crête lambdoïde et de l'apophyse mastoïdo-paroccipitale.

Fosse orbito-temporale (fig. 12). — Malgré l'absence des apophyses postorbitaires du frontal et du jugal, l'orbite n'est pas très grande. Beaucoup plus longue que haute, elle débute au-dessus de la moitié postérieure de P^4 et se trouve donc en position reculée comme chez les Condylarthres. Les os constituant la paroi médiale et le plancher orbitaire contractent entre eux les mêmes relations que celles décrites chez *Cynohyaenodon cayluxi*. La partie orbitaire du lacrymal, percée du foramen du même nom a une extension importante. Le palatin sépare largement le frontal du maxillaire, puis rencontre le lacrymal près de l'entrée du canal infraorbitaire.

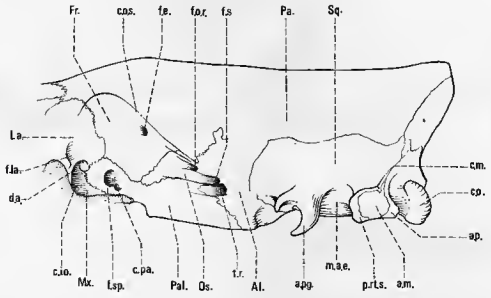


FIG. 12. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Détail de la fosse orbitotemporale. × 2/3.

Al., Alisphénoïde ; a.m., apophyse mastoïde ; a.p., apophyse paroccipitale ; a.pg., apophyse postglénoïdienne ; c.io., canal infraorbitaire ; c.m., crête mastoïde ; c.o., condyle occipital ; c.o.s., crête orbitaire supérieure ; c.p.a., canal palatin ; d.a., dépression aveugle ; f.e., foramen ethmoïdien ; f.la., foramen lacrymal ; f.or., foramen optique ; Fr., Frontal ; f.r., fenêtre ronde ; f.s., fente sphénoïdale ; f.sp., foramen sphénopalatin ; La., Lacrymal ; m.a.e., méat auditif externe ; Mx., Maxillaire ; Os., Orbitosphénoïde ; Pa., Pariétal ; Pal., Palatin ; p.r.t.s., processus rétrotympanique du squamosal ; sq., Squamosal.

La fosse orbitaire communique largement avec la fosse temporale vaste et peu profonde. La crête orbitaire supérieure, très apparente, en marque la limite ; elle prend en écharpe la fosse orbito-temporale, de la crête susorbitaire au foramen optique où la relayent jusqu'au foramen rond plusieurs petites crêtes aiguës et divergentes.

Les principaux foramens perforant la paroi orbito-temporale ont déjà été décrits par Piveteau (1935) et Guth (1964), aussi nous limiterons-nous au rappel de leur disposition.

Le foramen lacrymal s'ouvre près du bord antérieur de l'orbite, au fond d'une fossette circulaire. Il est séparé du canal infraorbitaire par une forte côte du lacrymal qui en surplombe l'entrée.

Source : MNHN, Paris

En arrière, à la base de la lame médiale du palatin débouchent trois foramens : deux foramens sphénopalatins de grandes dimensions, logés dans une dépression commune, et l'entrée du canal palatin, de taille plus modeste. Le foramen optique, de calibre plus réduit, est isolé, assez haut sur la paroi orbitaire. Il est situé à égale distance du foramen ethmoïdal et du foramen sphénopalatin, chacun de ces trois orifices occupant les sommets d'un triangle isocèle. Plus loin, derrière, la fente sphénoïdale et le trou rond, séparés par une mince cloison horizontale, sont superposés. Enfin, contrairement aux assertions de Filhol et de Piveteau (1961), *il n'y a pas* de canal de l'alisphénoïde.

Face occipitale (fig. 13, pl. XII, fig. 2). — La face occipitale, étroite dans l'ensemble, possède une forme en éventail tout à fait particulière, due à un fort rétrécissement au niveau de la suture supra-occipito-squamosale, suivie d'un épanouissement du supraoccipital fortement concave ; en cela, elle est très différente de celle de *Hyaenodon* mais comparable à celle d'*Apterodon*.

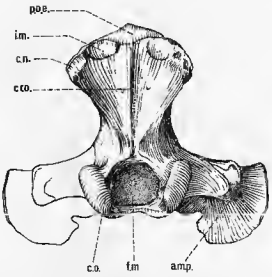


FIG. 13. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Face occipitale, reconstitution. × 2/3.

a.m.p., apophyse mastoïdo-paroccipitale ; c.n., crête nuchale ; c.o., condyle occipital ; cr.o., crête occipitale ; f.m., foramen magoum ; i.m., empreinte d'insertion musculaire ; p.o.e., protubérance occipitale externe.

De nombreux foramens vasculaires perforent la surface de part et d'autre de la crête occipitale externe.

Des insertions musculaires unguiformes sont fortement imprimées à proximité du bord supérieur de la crête nuchale.

Les racines squamosales des arcades zygomatiques s'étalent largement, de part et d'autre du complexe occipital. Leur base est masquée par les apophyses mastoïdo-paroccipitales dont la morphologie s'observe mieux que sur la face latérale. Épaisses, massives, dirigées vers l'arrière et légèrement inclinées vers le bas, ces apophyses sont séparées par une échancrure condylienne étroite et profonde des condyles occipitaux et ne devaient guère excéder ceux-ci en longueur.

Les condyles occipitaux, ovoïdes, sont inclinés à 60° sur le plan basicrânien. Un même plan vertical passe par leur extrémité ventrale et le bord supérieur de la crête nuchale.

Le foramen magnum, à grand axe horizontal, est entièrement situé sur la face occipitale, sans la moindre indication de bascule subcrânienne. Il présente des bords supérieur et inférieur échancrés, l'échancrure supérieure étant bordée de deux petits tubercules nuchaux.

Voûte palatine (fig. 14 ; pl. XI, fig. 2). — La voûte palatine s'inscrit exactement dans un triangle isocèle ayant pour sommet le bord incisif, en arc de cercle à grand rayon de courbure des prémaxillaires.

Source : MNHN, Paris

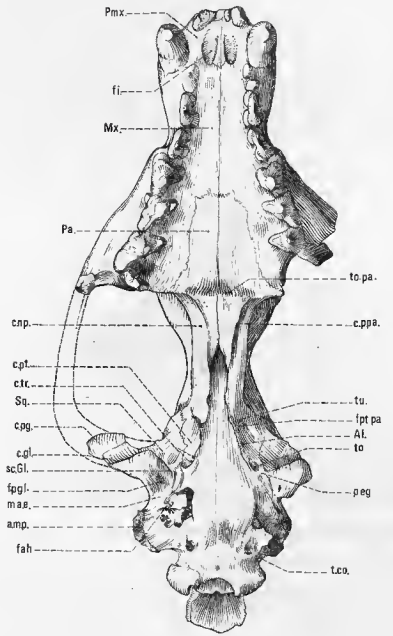


FIG. 14. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Crâne (Qu 8301). Face palatine. × 2/3.

Al., Alisphénoïde ; **a.m.p.**, apophyse mastoïdo-paroccipitale ; **c.gl.**, cavité glénoïde ; **c.np.**, canal nasopalatin ; **c.p pa.**, crête postpalatine ; **c.pg.**, crête préglénoïde ; **c.pt.**, crête ptérygoïde ; **c.tr.**, canal transverse ; **f.a.h.**, facette d'articulation pour l'arc hyoïde ; **f.i.**, foramen incisif ; **f. pgl.**, foramen postglénoïdien ; **f. ptpa.**, fosse ptérygopalatine ; **m.a.e.**, méat auditif externe ; **Mx**, maxillaire ; **Pa.**, Palatin ; **Pmx.**, Prémaxillaire ; **p.eg.**, processus entoglénoïde ; **sc.Gl.**, scissure de Glaser ; **Sq.**, Squamosal ; **t.co.**, trou condylien ; **t.o.**, trou ovale ; **to.pa.**, torus palatin ; **tu.**, tubercule.

Source : MNHN, Paris

D'abord en forme de gouttière étroite, elle s'élargit progressivement, à partir des P^3, tandis que sa concavité s'accroît de la région alvéolaire surélevée à la suture intermaxillaire. La participation palatine des prémaxillaires est réduite à de fines apophyses longeant les foramens incisifs, de grande taille.

En arrière, entre M^2 et M^3, le maxillaire est creusé d'une profonde et large fosse pour le trigonide de M_3 ; il n'y a rien d'analogue pour les deux molaires antérieures, à la différence des Proviverrinae chez lesquels le maxillaire porte trois fossettes.

Les palatins ont une extension considérable ; non seulement ils constituent la partie médiane et postérieure du palais à partir de M^1 mais ils participent à la formation d'un conduit naso-palatin ; s'affrontant sur une longueur de 2 cm environ, ils divergent ensuite légèrement et, avec les alisphénoïdes, délimitent une gouttière aux bords parallèles qui s'infléchissent doucement pour rejoindre le basisphénoïde à proximité du foramen ovale, dans le prolongement du mur médial de ce foramen. Ce recul de l'ouverture choanale avait intrigué les anciens auteurs. Observé chez d'autres Placentaires aux mœurs amphibies, il avait servi d'argument pour attribuer à *Pterodon* un genre de vie aquatique que la connaissance du squelette postcrânien a infirmé. Il est plus vraisemblable que l'extension des palatins est en rapport avec une disposition tout à fait spéciale des parties molles et plus particulièrement des muscles masticateurs. Chez les Fissipèdes, les muscles ptérygoïdiens abducteurs de la mandibule s'insèrent en éventail, de l'entrée du canal infraorbitaire jusqu'à la bulle tympanique, et s'élèvent le long de la paroi de la fosse orbito-temporale, jusqu'aux foramens rond et sphénoïdal. Chez *Pterodon dasyuroides*, l'insertion de ces mêmes muscles était probablement plus étalée et elle s'étendait, en outre, sur le conduit naso-palatin.

D'après l'un des spécimens, les ptérygoïdes paraissent avoir été très réduits à l'extrémité du canal naso-palatin, doublant partiellement la face ventro-latérale de l'alisphénoïde. Il n'y a pas d'apophyse ptérygoïde externe mais, soit une crête mousse, soit plus fréquemment -- un tubercule qui souligne la limite antérieure de la fosse ptérygo-palatine semi-circulaire, profonde, percée d'un petit foramen vasculaire. L'alisphénoïde la surplombe en un large rebord, dans le prolongement de la portion rostro-sagittale de la racine squamosale de l'arcade zygomatique.

Au niveau des incisures palatines postmolaires, un épais torus renforcé par des tubercules barre la voûte palatine. A chaque extrémité s'en détachent de fines crêtes postpalatines, limite d'insertion des muscles ptérygoïdiens, qui vont rejoindre les bords de la gouttière naso-palatine en décrivant un dessin lyré.

La suture squamoso-alisphénoïde passe au ras du bord supérieur du foramen ovale, situé au niveau de la cavité glénoïde ; dans son mur rostral, se remarquent deux minuscules foramens ; contrairement à l'opinion de Filhol, ce n'est certainement pas l'entrée du canal de l'alisphénoïde, absent, mais très vraisemblablement, ces orifices livraient passage à des vaisseaux sanguins, soit à une branche anastomotique de l'artère méningée moyenne, soit à une veine, soit aux deux.

Une petite dépression circulaire et un bourrelet en continuité avec le processus entoglénoïde vestigial séparent le foramen ovale de la cavité glénoïde. Celle-ci est étirée perpendiculairement par rapport au plan sagittal, et située à la même hauteur que la base du crâne. Encadrée d'une apophyse postglénoïdienne robuste et longue ventralement et d'une apophyse préglénoïdienne étroite et courte, la facette d'articulation pour le condyle mandibulaire a une surface spiralée. Denison (1938) avait fait de l'absence d'apophyse préglénoïdienne un caractère différenciant les Hyaenodontidae des Oxyaenidae. Bien que rare chez les représentants de la première famille, cette apophyse, quand elle existe, est tout à fait typique.

Aucun spécimen n'a intégralement conservé ses arcades zygomatiques ; ce qui en subsiste, cependant, a permis la reconstitution. Les deux arcades divergent peu de l'avant vers l'arrière, de part et d'autre du crâne, d'où leur contour subrectangulaire en vue ventrale. Elles se raccordent brusquement au niveau de la cavité glénoïde en décrivant un angle proche de 90°. Les racines squamosales, fortes, contrastent avec l'arcade zygomatique *s.s.* ; leur développement pourrait être lié à la morphologie et au volume de la boîte crânienne ainsi qu'à la position marginale des cavités glénoïdes. Les robustes assises de la racine squamosale joueraient le rôle de piliers, supportant les pressions maxima lors de la mastication, une part assez faible des forces exercées étant transmise à la paroi crânienne.

L'apophyse postglénoïdienne, dont le bord médial porte l'entaille de la scissure de Glaser, est percée à sa base, du foramen postglénoïdien de gros calibre.

Source : MNHN, Paris

Région otique (fig. 15 ; pl. XII, fig. 3). — La région basicrânienne est courte, selon la disposition habituelle des Hyaenodontinae.

Entre les deux dépressions pétreuses, une paire de mamelons volumineux, que traverse en leur milieu la suture basioccipito-basisphénoïde, servait d'insertion aux muscles *recti capiti*.

La dépression otique est grande. Sauf dans l'angle antéro-externe, le pétreux est toujours isolé des os avoisinants (basisphénoïde, basioccipital, exoccipital et alisphénoïde) par une lacune circumpétreuse. Celle-ci ne semble pas accidentelle car les bords du rocher comme ceux des os périphériques ne sont pas déchiquetés mais lisses, portant de place en place de petits épaississements. Le toit de la cavité tympanique ne devait pas être ossifié ; membraneux ou cartilagineux, il n'a pas été conservé par la fossilisation. De même, la bulle tympanique n'est préservée sur aucun spécimen, mais la présence de petites facettes articulaires, sur le basioccipital et le basisphénoïde, laisse supposer qu'elle s'est détachée. L'absence d'ossifications au contact du périotique rend difficile l'identification des foramens s'ouvrant dans ou près de la dépression otique, en particulier du trou déchiré antérieur. Le trou carotidien pour la branche médiale de l'artère carotide interne s'ouvre un peu en avant de l'angle postéro-médial de la fosse ; large, il est bordé de deux courtes crêtes. En arrière, s'ouvre le trou déchiré postérieur, entaillant en un demi-cercle parfait le bord de la dépression otique. Deux autres orifices de signification énigmatique le séparent du foramen stylo-mastoïdien.

Le promontoire est largement exposé sur la base du crâne. Il est de contour discoïdal, incliné à 45° par rapport au plancher crânien. Seule sa face ventrale, quasiment lisse, affleure au ras de la fosse otique.

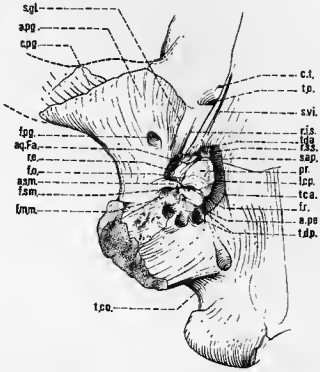


FIG. 15. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Reconstitution semi-schématique de l'arrière-crâne. × 2/3.

a.pe., apophyse du pétreux ; a.pg., apophyse postglénoïdienne ; aq.Fa., aqueduc de Fallope ; a.s.m., arc squamoso-mastoïdien ; c.pg., crête préglénoïdienne ; c.t. canal transverse ; f.m.m., *fossa muscularis major* ; f.o., fenêtre ovale ; f.pg., foramen postglénoïdien ; f.r., fenêtre ronde ; f.s., fente sphénoïdale ; f.sm., foramen stylomastoïdien ; l.cp., lacune circumpétreuse ; pr., périotique ; r.e., recessus épitympanique ; r.l.s., sillon du rameau inférieur de l'artère stapédienne ; r.s.s., entrée du rameau supérieur de l'artère stapédienne ; s.a.p., sillon de l'artère du promontoire ; s.Gl., scissure de Glaser ; s.v., sillon de l'artère et du nerf vidiens ; t.ca., trou carotidien ; t.co., trou condylien ; t.d.a., trou déchiré antérieur ; t.d.p., trou déchiré postérieur ; t.o., trou ovale ; t.r., trou rond.

Source : MNHN, Paris

La fenêtre ronde regarde caudalement ; elle est grande, enfoncée au fond d'une dépression. Une crête la limite ventralement tandis qu'un large surplomb la sépare, comme chez *Cynohyaenodon cayluxi*, d'une petite apophyse, issue de la mastoïde en direction du foramen stylomastoïdien, qui devait abriter l'artère auriculaire ou servir de point d'appui soit à l'entotympanique, soit à la partie postérieure de l'ectotympanique.

Latéralement et en avant de la fenêtre ronde, la mastoïde émet une autre apophyse doublée d'une expansion du squamosal ; elle borde ventralement le foramen stylomastoïdien et s'incurve pour venir s'articuler au pétreux. Une côte marque la limite de sa face postérieure et de sa face antéro-ventrale. Il n'y a pas d'apophyse correspondante du pétreux ; de même, il ne semble pas y avoir de tympanohyal individualisé à moins qu'il soit fusionné à l'apophyse mastoïdienne sans suture distincte. Une petite facette arrondie indique l'emplacement de l'insertion de l'arc hyoïde.

Au-dessus et un peu en arrière du foramen stylo-mastoïdien, se trouve une petite dépression bien délimitée (*fossa muscularis minor*) où devait prendre place le muscle stapédial.

La fenêtre ovale, plus petite que la fenêtre ronde, regarde latéralement. Bien que deux sillons distincts passent auprès d'elle, l'existence d'une artère du promontoire n'est pas certaine. L'un des sillons se termine en cul-de-sac, à l'avant du rocher ; en outre, il est percé de l'orifice de sortie de l'aqueduc de Fallope dont Saban a nié l'existence (1962). L'autre sillon est inconstant ; profond vers l'apex du pétreux, son tracé se distingue difficilement près de la fenêtre ovale. Plusieurs entailles incisent les bords de celle-ci ; l'une, dorsale, l'autre antéro-ventrale sont peut-être accidentelles ; la troisième, postérieure, est dans l'axe du foramen stylo-mastoïdien primitif et pourrait correspondre à la trace d'un rameau du nerf facial.

Le récessus épitympanique est étroit et peu profond ; son toit est formé en partie par l'alisphénoïde, en partie par le squamosal et le pétreux. Une échancrure découpe l'alisphénoïde, elle peut avoir livré passage au rameau supérieur de l'artère stapédienne tandis que le rameau inférieur, dont la présence ne peut être affirmée, aurait emprunté un sillon voisin de l'apophyse ectoglénoïde vestigiale d'après Saban. Il est possible aussi que ce sillon ait été emprunté par d'autres ramifications nerveuses ou vasculaires. En avant du trou déchiré antérieur, un profond sillon pour le nerf vidien est gravé sur le basisphénoïde et l'alisphénoïde, à la base de l'apophyse ptérygoïde. Latéralement, une petite, crête précède l'ouverture du méat auditif externe, indiquant l'insertion de la membrane tympanique.

L'apophyse mastoïdo-paroccipitale forme une large plate-forme, en arrière de la dépression otique, comme chez les Proviverrinae.

Le foramen condylien unique s'ouvre à mi-distance du foramen déchiré postérieur et du foramen magnum, dans une dépression limitée par deux crêtes dirigées vers la fosse otique. Il est séparé de la proéminence triangulaire médiane du basiocciptal par une dépression ovalaire qui s'étend en avant jusqu'au foramen carotidien.

De l'ensemble de la face inférieure du crâne, se dégage une impression de déséquilibre entre la voûte palatine longue et triangulaire et l'arrière-crâne court et étroit, réunis par l'isthme du canal naso-palatin.

L'ascendance proviverrinée demeure très sensible dans les proportions relatives des différentes parties du crâne, dans la structure de la voûte crânienne, et l'architecture de la région otique. Cette tendance conservatrice, due à une évolution très lente, va dominer toute l'histoire des Hyaenodontinae.

Comparaison avec les autres espèces de PTERODON. — Deux autres espèces de *Pterodon*, *P. africanus* Andrews du Fayoum et *P. hyaenoïdes* Matthew et Granger de Mongolie, ont été décrites. La description de *P. hyaenoïdes* est trop succincte pour qu'une comparaison valable puisse être tentée ; mais, d'après la figuration qui l'accompagne, l'attribution de cette espèce à *Pterodon* est douteuse et serait à revoir.

Quant à *P. africanus*, Schlosser (1887) le distingue de *P. dasyuroides*, à la suite de l'interprétation erronée des observations et des illustrations de Filhol. A l'exception de la grande taille et de l'espacement des trois premières prémolaires, tous les autres caractères cités existent aussi chez *P. dasyuroides* : museau cylindroïde, dépression précédant le débouché du canal infraorbitaire, apophyse préglénoïde, brièveté de la région postotique, ptérygoïdes parallèles encadrant le canal naso-palatin et incisure

Source : MNHN, Paris

squamoso-mastoïde courte et étroite. Le crâne de *P. africanus* ne présente guère que des variations minimes par rapport à celui de *P. dasyuroides*.

Mandibule

1. *Dentaire.*

Une longue et étroite symphyse, puissamment ossifiée, unissait les deux hémimandibules, du bord incisif jusqu'au niveau de la quatrième prémolaire (pl. XIII, fig. 1a). Les deux rangées dentaires, faiblement écartées, encadrent un chenal cylindroïde que prolonge la *pars alveolaris* élargie en un rebord noduleux au-delà de la dernière prémolaire à partir de laquelle la divergence des deux branches mandibulaires s'accentue. Une crête, marquant la limite inférieure d'insertion du temporal, succède à l'épaississement du bord alvéolaire.

La hauteur et l'épaisseur du dentaire, assez constantes pour un sujet donné, entre la deuxième prémolaire et la dernière molaire, varient fortement d'un individu à l'autre (tabl. 4). Cette variabilité pourrait être due à un dimorphisme sexuel. Les moyennes des mesures faites sur les individus provenant de deux gisements (La Débruge et Quercy) sont sensiblement les mêmes sauf pour l'épaisseur, dont la valeur plus faible des sujets vaucluses n'a peut-être pas grande signification à cause de la petitesse de l'échantillon (4).

TABLEAU 4. — Variations (en mm) de l'épaisseur, de la hauteur de la mandibule et de la longueur des molaires par rapport à celle des prémolaires de *Pterodon dasyuroides*.

Provenance	Épaisseur au niveau de P_4				Hauteur entre P_4 et M_1				$\frac{M}{P} \times 100$			
	N	LV	Moy.	Σ	N	LV	Moy.	Σ	N	LV	Moy.	Σ
La Débruge	4	11,4-14,2	12,55	1,31	5	29-32,2	30,78	1,24	5	10,80-12,94	11,53	0,68
Quercy	15	12,5-17	14,38	1,23	16	25-34,8	30,28	3,00	7	9,93-12,07	11,05	0,87

Les foramens mentonniers, au nombre de trois — rarement quatre — de taille croissante de l'avant vers l'arrière de la mandibule, sont situés respectivement entre la canine et la première prémolaire en place, sous la racine antérieure de P_3 et sous P_4.

Comme chez tous les Mammifères à museau allongé, le bord inférieur de la mandibule est peu incurvé. Après la région symphysaire très fuyante, il devient rectiligne, sans inflexion marquée dans la région préangulaire. La région goniale se retourne en une apophyse angulaire interne, courte et trapue, sur laquelle devait s'insérer le muscle ptérygoïdien médian.

Le condyle cylindrique est long : plus de la moitié de sa longueur déborde le plan de la face externe de la mandibule. L'apophyse coronoïde est peu élevée ; son bord antérieur, très large à sa base mais non creusé d'une fossette, s'affine rapidement. Un long espace postmolaire (de 3,6 mm à 8,9 mm) le sépare de la dernière molaire. Cette disposition est peut-être en rapport avec une importante *pars orbitalis* du muscle temporal bien que ne soit pas particulièrement développée son insertion crânienne entre l'extrémité de l'apophyse supraorbitaire, celle antérieure de la crête sagittale et la crête orbito-temporale. Il peut aussi s'agir d'un caractère symplésiomorphe de Provivérrinae.

La fosse massétérine, large et profonde, est limitée par des crêtes émoussées, la supérieure épaisse et saillante, l'inférieure discontinue et effacée dans sa partie antérieure (pl. XIII, fig. 1b).

La face interne de l'apophyse coronoïde est pratiquement démunie de reliefs ; seul un faible creux dans sa partie supérieure peut être interprété comme la trace de l'insertion du muscle temporal.

Source : MNHN, Paris

2. Essai de reconstitution de la musculature masticatrice.

À partir des reliefs osseux de la mandibule et du crâne en arrière de l'orbite, une reconstitution partielle de la musculature masticatrice peut être tentée, bien qu'une partie des insertions musculaires ne laisse pas de traces sur le squelette.

Les principaux muscles masticateurs des Mammifères constituent deux nappes, l'une, superficielle, comprenant le massèter et le temporal, l'autre, profonde, avec les ptérygoïdiens médial et latéral.

Chez *Pterodon dasyuroïdes*, la frêle arcade zygomatique, la fosse massétérine mal délimitée et peu profonde laissent présumer que les faisceaux superficiels du massèter étaient peu développés. L'importance de la *pars reflexa* est pratiquement inappréciable, bien que quelques spécimens portent la trace d'une coulisse tendineuse étroite qu'accompagne un brusque amincissement du bord inférieur mandibulaire, en avant de la région préangulaire.

Du point de vue fonctionnel, les masséters *superficialis* et *intermedius* participent aux mouvements d'ajustement et de rétropulsion de la mandibule, qui devaient être assez limités de toute façon chez *Pterodon*, à cause de la présence de l'apophyse préglénoïde. De plus, les fibres massétérines superficielles relaient les temporaux, au cours du rapprochement des deux mâchoires.

Le masséter profond et le muscle *zygomatico-mandibularis* s'insèraient sur la racine zygomatique du squamosal dont la robustesse contraste fortement avec la fragilité du reste de l'arcade. Ces deux faisceaux de puissance entrent en jeu dans les mouvements rapides ou nécessitant une grande dépense d'énergie.

La haute et longue crête sagittale, la fosse pariéto-temporale large et concave, l'apophyse coronoïde trapue dénotent l'importance du temporal, à l'image de celle des autres Carnivores. Il n'est pas certain, d'après les surfaces d'insertions, que la *pars orbitalis* ait été particulièrement développée. En revanche, la *pars temporalis* dont les fibres devaient avoir une orientation très oblique par rapport au plan d'occlusion centrée, était très volumineuse. Remplissant des fonctions élévatrices, elle devait compenser partiellement la réduction du massèter superficiel.

Le développement postéro-ventral des alisphénoïdes, repoussant l'ouverture des choanes au niveau des cavités glénoïdes, correspond vraisemblablement à une modification de l'insertion des muscles ptérygoïdiens médial et latéral, soit par étalement de leurs attaches, soit par multiplication des faisceaux.

Ces deux muscles, dont la direction moyenne des fibres était sensiblement perpendiculaire au plan sagittal, exercent sur la zone subcondylienne des tractions qui provoquent la bascule vestibulaire de la région alvéolaire ; leur action antagoniste de celle du temporal et du *zygomatico-mandibularis* a pour but d'ajuster la dentition inférieure à l'arcade dentaire supérieure. En conséquence, l'excursion ecto-entale, à la différence de l'antéro-postérieure, devait être importante.

Enfin, la direction caudale de l'apophyse paroccipitale pourrait indiquer un allongement du digastrique, dépresseur de la mandibule.

La musculature masticatrice de *P. dasyuroïdes* se révèle dans ses grandes lignes comparable à la disposition synthétique et primitive des Fissipèdes telle que Gaspard (1964, 1971) l'a décrite chez les Canidés. Cependant, il y a des différences par rapport à ce plan, qui témoignent d'une indéniable spécialisation et suggèrent une convergence fonctionnelle avec les Felidés. Or, ces derniers affirment un renforcement de la fonction sectoriale des dents qui s'accompagnent de remaniements musculaires. Le masséter, le temporal et le ptérygoïdien latéral font exécuter à la mandibule des mouvements importants de latéralité en rapport avec le cisaillement des masses charnues et tendres des proies. Les analogies entre ce dispositif et celui de *P. dasyuroïdes* ne peuvent pas être poussées très loin, à cause de l'affaiblissement des plans superficiels du massèter et du renforcement des ptérygoïdiens médial et latéral. Ces caractéristiques pourraient indiquer une amplitude plus forte des mouvements latéraux et des mouvements hélicoïdaux, consécutifs soit à l'absence de laxité de la symphyse mandibulaire, soit à l'usure dentaire précoce et forte, soit à la résistance qu'exerçaient les aliments, soit à la combinaison des ces différents facteurs. Néanmoins, les ressemblances avec les Felidae contribuent

Source : MNHN, Paris

à donner de *P. dasyuroides* l'image d'un prédateur plus redoutable et plus actif que ne le laissaient supposer les études antérieures.

Enfin, la comparaison du modelé des Félins et de celui de *P. dasyuroides*, met en évidence que l'organisation structurale de la mandibule reflète essentiellement et de façon prépondérante les contraintes mécaniques auxquelles elle est soumise.

Denture

Formule dentaire. — La formule dentaire est : 2/1 I, 1/1 C, 4/4-3 P, 3/3 M. Comme l'a montré Martin (1906), la réduction du nombre d'incisives supérieures n'est pas un caractère spécifique : ce serait probablement une tendance évolutive générique qui se trouve ébauchée chez *P. africanus* du Fayoum.

La plupart des spécimens du Quercy ont perdu leur P_1 et P_2 suit immédiatement la canine. Sur une mandibule (Qu 8636, pl. XIII, fig. 2), P_2 subsiste unilatéralement. A La Débruge, elle fait également défaut mais un espace important sépare la canine de P_2, indiquant sa récente disparition, sans raccourcissement concomitant de la mandibule.

Enfin si les diagrammes largeur/longueur des dents jugales (fig. G8 à G17) montrent au cours du temps une nette tendance à l'augmentation de taille, sauf pour M^3, ils n'apportent aucun argument en faveur d'un éventuel dimorphisme sexuel.

A. — *Denture supérieure*

Incisives. — Les deux incisives sont de taille très inégale, la médiale étant deux à trois fois plus petite que la latérale. De forme conique, elles évoquent plus un rôle perforant que coupant. Tout porte à croire qu'il s'agit de I^2 et I^3 car, chez *P. africanus* du Fayoum, Schlosser mentionne la présence de cinq alvéoles, dont deux externes de grande taille correspondent à I^3, et trois internes ; l'alvéole médial, minuscule, correspondrait à une I^1 en voie de disparition. Aucun spécimen de La Débruge, des phosphorites et du gypse de Paris n'a conservé une trace semblable, dont la présence chez *P. africanus* est peut-être fortuite.

Canines. — Martin semble avoir été particulièrement frappé par la puissance des canines. Si celles-ci dépassent largement la hauteur moyenne de la rangée dentaire, elles ne sont cependant pas d'une force extrême : elles sont moins robustes par rapport au crâne que celles de l'hyène actuelle, contrairement à ce qu'a écrit Martin. Implantées presque verticalement, peu incurvées, elles portent une carène sur leurs faces vestibulaire et médiane.

Prémolaires. — P_1 est formée d'une cuspide conique dont la moitié postérieure est étirée en un rebord bas. Il n'y a pas de bourrelet cingulaire, sauf dans la région antéro-linguale où il rejoint une crête issue de l'apex de la cuspide. C'est une dent de petite dimension. Elles est implantée par deux racines tendant à se fusionner ; l'antérieure est contiguë lingualement avec celle de la canine et chez quelques spécimens leurs alvéoles vont jusqu'à se juxtaposer.

P^2 est homothétique de la première ; la forme crochue de la cuspide principale est plus marquée ; le cingulum court de la base des crêtes aiguës issues de son apex, sur toute la face linguale.

Chez plusieurs individus, dont l'holotype, la moitié postéro-linguale a tendance à se dilater ; en conséquence, le diamètre de sa moitié distale est supérieur à celui de la moitié antérieure.

P^3 se différencie à la fois des prémolaires qui la précèdent et de celle qui la suit. Cette fois, l'apex de la cuspide principale tend à occuper une position médiane, entre les deux racines et ne surmonte plus la seule racine antérieure. Mais le trait le plus caractéristique est le développement d'un lobe disto-lingual déjà ébauché sur P^2 qui prend ici une importance telle que la racine postérieure est considérablement renforcée, selon une disposition symplésiomorphe. Le cingulum, uniquement lingual, est parfois crénelé. La moitié distale de la dent présente un allongement variable du simple étirement du bord postérieur de l'éocône jusqu'à son isolement par une incisure.

Source : MNHN, Paris

Les trois premières prémolaires sont des dents basses ; leur hauteur n'est pas un caractère discriminant comme le pense Filhol. Mais en passant de P^3 à P^4, il y a une brusque élévation de la couronne.

P^4, indépendamment de sa taille, se reconnaît grâce à la présence d'une expansion linguale médiane à la base de l'éocône, assimilable à un protocône mais sans cuspide individualisée ; c'est une sorte de plateau, incliné lingualement, dans le prolongement de la face linguale de l'éocône et entouré d'un cingulum. A l'état isolé, elle peut être difficile à distinguer de la P^4 de *Hyaenodon requieni* Gervais, dont la différencie la présence du cingulum.

Le métastyle est toujours isolé par une échancrure de l'éocône ; il est comprimé en un court tranchant bas, antéro-postérieur, aligné sur le parastyle et l'éocône.

L'éocône est précédé d'un épaississement antéro-vestibulaire. C'est plus, à proprement parler, une aire parastylaire qu'un parastyle *sensu stricto*, qui reçoit la paracrista issue de l'éocône.

Enfin, l'ectocingulum souligne la base de la couronne jusqu'à l'extrémité du métastyle où il redresse tandis que le cingulum lingual manque, sauf sur le protocône.

Molaires. — Les deux premières molaires ont un aspect sectorial, dû à la compression et à l'étirement du métastyle en une lame. Elles méritent donc l'appellation de carnassières.

La morphologie précise des molaires a été très exactement consignée par Blainville. Les contours de leur couronne ont la forme d'un triangle rectangle à base antérieure. La première molaire est toujours plus petite que la deuxième et un peu plus conservatrice dans le développement du parastyle et de l'ectocingulum.

Le paracône et le métacône sont en voie de fusion en une cuspide unique que nous désignerons sous le nom de PSEUDAMPHICÔNE par analogie avec l'amphicône de la quatrième prémolaire des Fissipèdes qui contient, à l'état virtuel, le paracône et le métacône. Quel que soit le degré d'avancement de cette fusion, un sillon marque toujours les limites des deux cuspides originelles ; le paracône, conique et plus volumineux, incorpore le métacône comprimé, plus bas que le paracône. Sur les dents non usées, les deux sommets ne divergent pas l'un de l'autre et ne sont pas réunis par une centrocrista.

La paracrista courte, née à mi-hauteur du paracône, rejoint le parastyle mammelonné sur M^1, en crête sur M^2. La métacrista est séparée du métastyle par une étroite échancrure.

Le métastyle fait avec le pseudamphicône un angle significatif moyen de 133° pour M^2, 135° pour M^1. Cet angle correspond à la projection plane des deux axes antéro-postérieurs du pseudamphicône et du métastyle, centrés sur l'échancrure qui les sépare. Il a été calculé par Van Valen (1965) pour la première molaire chez *Oxyaena* et les Hyaenodontidae primitifs. Cet angle traduit en partie le degré de spécialisation carnassière et est fonctionnellement analogue à celui qu'ont défini Crusafont et Truyols, chez les Fissipèdes. Indépendamment de sa valeur générique et évolutive, son intérêt réside aussi dans la mise en évidence qu'un même degré de « carnassialité » peut être atteint dans des lignées différentes, comme si l'évolution ne disposait que d'un petit nombre de solutions en présence d'un problème adaptatif donné.

Le protocône bas et conique est séparé de la base du pseudamphicône par un paraconule et un métaconule vestigiaux. En conséquence, la protofossa est largement ouverte vers l'arrière ; seule subsiste la préprotocrista, la postprotocrista a disparu.

M^3 est une dent plus large que longue. Elle présente des variations qui, associées à celles des molaires précédentes, permettent de distinguer deux groupes morphologiques (pl. XIV, fig. 3).

1) Variant A. Nous désignons sous ce nom de variant A, la disposition la moins évoluée, observée chez un petit nombre d'individus. Ce morphotype se caractérise par une M^3 aussi large que les deux molaires qui la précèdent (fig. G12). Un ectocingulum en souligne la base ; il n'y a ni métacrista, ni cingulum lingual, ni métacône, ce dernier probablement déjà fusionné au paracône conique. Le protocône est séparé du paracône par un paraconule dont se détachent deux crêtes, préparacrista et postparacrista. En vue antérieure, protocône, préparacrista et parastyle sont presque alignés et forment une lame aiguë perpendiculaire à la rangée dentaire.

M^1 et M^2 ont un paracône et un métacône distincts ; un sillon les sépare sur toute la hauteur de la face linguale et entaille parfois l'ectocingulum sur la face vestibulaire. Le paraconule est présent,

Source : MNHN, Paris

mais le métaconule est en voie de disparition. Le protocône, assez écarté de la base du pseudamphicône, se projette en avant du parastyle faible. La denture, dans son ensemble, est caractérisée par des cuspides élancées et aux arêtes effilées.

2) Variant B. Chez le variant B, M^3 est plus étroite que les deux autres molaires et plus trapue que chez le variant A (pl. XIV, fig. 3b et G12). L'ectocingulum est vestigial ; le parastyle simple et court. Protocône et pseudamphicône sont proches l'un de l'autre, par suite de la régression du paraconule.

Le paracône et le métacône de M^1 et M^2 sont entièrement fusionnés à leur base. Le paraconule est rudimentaire et le métaconule a disparu. Le parastyle est volumineux, surtout à M^2. Le protocône, proche de la base du pseudamphicône, est peu avancé par rapport au parastyle.

L'ectocingulum n'est présent que sur la moitié antérieure de la dent. Ce type de dentition, plus robuste que le variant A, est le plus fréquemment rencontré.

Pomel avait tiré argument de ces différences pour fonder une nouvelle espèce : *P. coquandi*. En fait, il n'y a pas de coupure franche entre les deux groupes ; chaque caractère offre, dans son expression, des degrés et des transitions qui permettent de passer progressivement d'un extrême à l'autre. De telles variations au sein des populations quercinoises, hétérogènes donc vraisemblablement hétérochrones, ne paraissent pas révéler une spéciation, ni refléter un éventuel dimorphisme sexuel ; elles traduisent les tendances évolutives de l'espèce comme le confirme le matériel provenant de gisements bien datés stratigraphiquement.

Antérieurement à La Débruge, aucun *Pterodon dasyuroides* n'a été signalé [1] tandis que les derniers représentants connus proviennent des Bembridge Lower Stones et de St-Capraise-d'Eymet, sensiblement contemporains de Montmartre et de Frohnstetten. Malheureusement, ni le spécimen de St-Capraise, ni l'holotype de Montmartre n'ont conservé de M^3. A M^1 et M^2, la fusion du paracône et du métacône est très avancée : si un sillon demeure perceptible sur toute la hauteur de la dent, il n'y a pas de différence de hauteur entre les deux cuspides. Le métaconule a disparu, le paraconule est faible. Le parastyle de M^1 est moins saillant que celui de M^2. P^3 avait une moitié postéro-linguale dilatée. Ce sont les caractères du variant le plus évolué.

A La Débruge, les prémolaires antérieures ne présentent pas de dilatation interne. Fréquemment leurs bords antérieur et postérieur sont soulignés d'une crête coupante. Les M^3, aussi larges que les M^2, ont une morphologie de type A. A M^1 et M^2, paraconule et métaconule sont présents ; il y a un ectocingulum et un entocingulum sur le métastyle. Paracône et métacône sont séparés par un sillon ; leurs sommets sont disjoints et celui du métacône, moins élevé que celui du paracône, est divergent. Le protocône isolé est peu avancé par rapport au parastyle toujours discret. Bien qu'ayant atteint un stade évolutif voisin par la régression de la première prémolaire inférieure, les individus de La Débruge ont conservé des molaires un peu plus primitives que celles du Quercy.

Les diagrammes de variations de la largeur en fonction de la longueur des prémolaires et des molaires (fig. G8 à G12) montrent une nette tendance à leur accroissement de taille, entre La Débruge et St-Capraise-d'Eymet. Les individus de La Débruge, bien que de faible taille, ne sont pas les plus petits ; ils se situent dans le tiers inférieur des diagrammes. Ceci peut être un argument en faveur de l'existence, dans le Quercy, de dépôts antérieurs à ceux de La Débruge.

B. — *Denture inférieure*
(pl. XIII, fig. 1, 2)

A la mâchoire inférieure, le nombre de dents (8 ou 9) est également réduit, par rapport à celui des Mammifères Placentaires primitifs.

Incisives. — Les individus quercinois ne montrent jamais qu'une paire d'incisives, rarement conservées, et épaisses à usure plane. D'après de Bonis (1964), elles seraient encore au nombre de trois à La Débruge.

Canines. — Comme les canines supérieures, les inférieures sont longues, plutôt grêles, peu incurvées. P. Gervais (1848) en a donné une figuration erronée à la suite d'une mauvaise reconstitution.

1. Sauf peut-être une prémolaire inférieure à Robiac, rapportée à *Hyaenodon* aff. *heberti* par Sudre (1969a).

Source : MNHN, Paris

La surface de l'émail porte de fines cannelures qui font place, sur la face linguale, à une côte épaisse, élargie en triangle, près de la base de la couronne. Très peu de spécimens sont intacts ; les apex sont abrasés, l'émail corrodé sur la face postérieure.

Prémolaires.

P_1 est le plus souvent absente. Dans un cas, elle existe à gauche, mais fait défaut à droite. Sur un spécimen, elle est présente des deux côtés.

C'est une dent conique, courte, épaisse sans étirement distal, à deux racines soudées en une seule. Martin faisait de sa présence un caractère juvénile ; il semble qu'il s'agit plutôt d'un caractère primitif.

P_2 et P_3 sont de morphologie classique : une cuspide principale au-dessus de la racine antérieure, suivie d'un talonide légèrement plus large que la cuspide précédente et surmonté d'un petit tubercule hémisphérique. Il y a un ectocingulum saillant. Dans l'angle antéro-lingual, une crête mousse issue de l'apex rejoint l'ectocingulum en formant un épaississement anguleux.

Alors que P_2 et P_3 sont des dents à couronne basse et trapue, P_4 est une dent qui tranche sur l'ensemble de la denture, car elle est haute et longue (fig. G14). Sa hauteur atteint 1,5 à 2 fois celle de P_3. La cuspide principale, conique, centrale, est précédée d'une petite cuspide basale, parfaitement individualisée. La moitié postérieure, à peine plus épaisse que la moitié antérieure, est formée d'un talonide isolé par un profond sillon de la cuspide centrale, porteur d'un « hypoconide » vestibulaire comprimé en une crête épaisse se terminant sur la face linguale par un bourrelet.

Sur le spécimen Mo 71, P_4 est en cours d'éruption ; ses bords antérieur et postérieur sont soulignés par une crête effilée, abrasée sur tous les autres spécimens observés.

Molaires. — Les trois molaires possèdent les traits caractéristiques de la sous-famille des Hyaenodontinae : série croissante de l'avant vers l'arrière, rotation linguo-vestibulaire du paraconide, paraconide et protoconide séparés par une fissure, perte du métaconide, talonide réduit.

Néanmoins, il persiste un fort cachet provivérriné.

Le diamètre antéro-postérieur de M_1 est toujours inférieur à celui de P_4 et de M_2.

M_1 est une dent rarement préservée dans un état permettant d'en observer les caractères avec précision. Elle fait l'objet d'une usure précoce et forte qui nivelle le trigonide et le talonide. Sur un spécimen du Musée d'Histoire naturelle de Montauban, la dent a disparu et les alvéoles se sont comblés secondairement de tissu osseux. Une telle usure doit avoir une signification fonctionnelle, mais elle est probablement aussi liée à l'ordre d'éruption dentaire. M_1 est la première dent définitive apparaissant très tôt chez les Mammifères placentaires. Chez *Pterodon*, elle est déjà en fonction alors que P_4 est incomplètement sortie du dentaire, comme en témoigne Mo 71.

D'autre part, M_1 affronte à la mâchoire supérieure P^4 qui se présente comme une enclume. Les chocs répétés des deux surfaces occlusales projetées l'une vers l'autre par une force maximale provoquent une usure accélérée que le régime alimentaire à base de corps solides résistants a renforcée.

M_2 et M_3 demeurent des dents épaisses et peu coupantes, en dépit de la disparition du métaconide et de la régression du talonide (fig. G16). Le schéma tuberculo-sectorial primitif s'observe encore aisément, malgré la spécialisation. Le protoconide domine ; il a conservé une allure élancée, sans allongement considérable de sa base ; sa face postérieure se dresse en un abrupt vertical au-dessus du talonide. Il est fusionné jusqu'à mi-hauteur avec le paraconide dont il est séparé par une étroite échancrure. Sur la face linguale, la préfosside s'ouvre largement en direction disto-linguale. Le paraconide pyramidal est nettement plus bas que le protoconide et plus long que celui-ci. Il a accompli une rotation partielle, antéro-vestibulaire, mais sa base demeure saillante sur la face linguale. Cette rotation peut s'exprimer en valeur absolue, en mesurant l'angle que forme la direction du paraconide avec celle de la face postérieure du protoconide, cet angle est d'environ 60° ; il est plus élevé chez *Hyaenodon* et plus faible chez *Prodissopsalis* et les *Proviverrinae* en général (tabl. 5).

Sur la face vestibulaire, les vestiges de l'ectocingulum forment une large butée verticale bordant la fossette où vient s'encastrer le talonide de la dent antérieure. Le talonide triangulaire est large sur M_2, et réduit sur M_3 ; il porte une crête antéro-postérieure que l'on peut identifier à l'hypoconide, abrupt sur la face vestibulaire, modérément incliné vers la face linguale.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5. — Valeurs moyennes des angles Q (entre le pseudamphicône et le métastyle) et Q' (entre la face vestibulaire du paraconide et la face postérieure du protoconide) chez divers Hyaenodontidae.

	QM^1	QM^2	$Q'M_2$
Proviverrinae			
Cynohyaenodon cayluxi	120°	130-135°	45-50°
Prototomus ? minor	105-110°	105-110°	50°
Prototomus ? bulbosus	110°	110°	
Paracynohyaenodon schlosseri	—	—	55°
Quercytherium simplicidens	115°	—	—
Quercytherium tenebrosum	130°	135°	60°
Hyaenodontinae			
Pterodon dasyuroides	135-140°	130°	60°
Parapterodon lostangensis	139°	113°	—
Parozyaena galliae	130°	125°	—
Hyaenodon leptorhynchus	—	—	70°
Hyaenodon requieni	160-165°	155-160°	70°
Limnocyoninae			
Thereutherium thylacodes	130-135°	—	50° (M_2)

M_3 se distingue de M_2 par sa taille plus forte et son talonide plus réduit, triangulaire (fig. G17). Les variations de taille de M_3 peuvent être mises en corrélation avec celles de la M^3, le talonide plus ou moins long, confirmant la tendance à la réduction de M^3.

Filhol (1876b) a fait connaître une mandibule des Phosphorites du Quercy, conservée actuellement au Musée d'Histoire naturelle de Toulouse, qui aurait possédé 5 prémolaires et 2 molaires. Ce spécimen a appartenu à un jeune individu. La pointe de la canine définitive affleure au ras du dentaire, suivie d'un alvéole unique ayant contenu une P_1, les trois prémolaires suivantes répondent à la description qui vient d'être donnée. La cinquième dent en arrière de la canine n'est autre que M_1 dont le paraconide est cassé ; il ne subsiste que le protoconide et le talonide, qui simulent une morphologie prémolariforme. L'implantation des dents, en particulier de P_4 déplacée vers la face vestibulaire de la mandibule, suggère une insuffisance d'espace dentaire, lors du remplacement de la denture lactéale par la denture définitive. La poussée de P_4 n'est probablement pas étrangère au bris de M_1 de sortie précoce car l'alvéole de la racine antérieure de M_1 est partiellement occupé par la racine postérieure de P_4.

La M_1 est suivie d'une M_2 et d'une M_3 dont le protoconide seul, émerge de l'alvéole dentaire. En fait, cette disposition « très particulière » dont Filhol faisait un caractère distinctif entre *Pterodon* et *Hyaenodon* s'avère n'être qu'un accident pathologique.

Comme pour la musculature, on peut comparer les carnassières de *P. dasyuroides* à celles des Fissipèdes. Leur principale différence, bien connue, réside dans la localisation, sur les mâchoires, des couples de dents spécialisées, en vue d'accomplir la fonction sectoriale. Le couple P^4/M_1 des Fissipèdes est morphologiquement analogue à celui de M^2/M_3 de *P. dasyuroides* (et des Hyaenodontinae) alors que l'analogie fonctionnelle ne s'établit qu'en annexant les M^1 et M_2 de ces derniers, à titre de carnassières accessoires. La position rétrograde des carnassières conjointement avec la longueur de la série dentaire jugale et le supposé affaiblissement de certains faisceaux musculaires (masséter et temporal) pourraient faire douter des aptitudes prédatrices de *P. dasyuroides*. En fait, il n'en est rien. Comme tous les Hyaenodontinae, il illustre la règle énoncée par Gaspard, selon laquelle : « pour une résistance

Source : MNHN, Paris

alimentaire donnée, l'effort à exercer vers le haut est d'autant plus faible que la mastication devient plus postérieure... quelle que soit la longueur antéro-postérieure relative des batteries jugales » (1971, p. 137).

La formation du pseudamphicône, l'allongement du métastyle, le développement du paraconide, la régression du métaconide et du talonide rapprochent, par convergence, les carnassières de *P. dasyuroides* de celles des Felidae. Comme il fallait s'y attendre, on rejoint les conclusions dégagées lors de l'étude de la musculature. L'évolution, en présence de problèmes adaptatifs — ici, l'adaptation à la vie prédatrice — ne dispose que d'un petit nombre de réponses ; malgré la multiplicité des combinaisons géniques, leurs possibilités d'extériorisation demeurent limitées dans le temps et dans l'espace.

C. — *Denture lactéale*

Quelques spécimens ayant conservé leur denture lactéale permettent de rectifier les déterminations de Schlosser (1887) et de Rütimeyer (1891) en ce qui concerne l'attribution à des animaux immatures de molaires supérieures aux surfaces occlusales simplifiées. En effet, ces dernières doivent être rapportées à un genre différent (cf. p. 84).

La denture lactéale antérieure (incisives et canine) est encore inconnue.

dP^3 est une dent à la fois molarisée et coupante ; elle possède une petite cuspide interne portée par une racine indépendante face à l'écône ; le parastyle et le métastyle coupants sont longs ; des vestiges de l'ectocingulum subsistent sur le métastyle.

dP^4 est la réplique réduite des molaires définitives. Paracône et métacône sont bien distincts ; le parastyle est toujours bas et simple ; il n'y a pas de trace de métaconule. Le protocône est en face du paracône.

A un très jeune individu (Qu 8634), se rapporte une mandibule de petites dimensions (longueur de la rangée dentaire 55 mm) dont la dentition, dépourvue de facettes d'usure, comprend la canine de lait en voie de sortie, la M_1 définitive dans son alvéole, et surtout dP_4 qui a une morphologie de molaire définitive avec, en outre, absence d'ectocingulum sur le paraconide et à la base du protoconide un relief d'émail vestige du métaconide, un talonide de constitution primitive avec hypoconide en crête coupante, hypoconulide et entoconide. Ces trois cuspides inégalement développées forment une muraille discontinue ceinturant tout le talonide qui s'abaisse progressivement de la face vestibulaire à la face linguale. La postfosside est alors ouverte, en raison de l'absence de liaison entre entoconide et protoconide. C'est là une disposition tout à fait particulière héritée des Proviverrinae et qui persiste chez leurs représentants du Miocène comme *Anasinopa* de l'Est-africain.

En ce qui concerne l'ordre de sortie des dents, il est clair que la première molaire définitive entrait très tôt en service, ce qui explique son usure très poussée, parfois jusqu'aux racines. Les trois prémolaires antérieures et M_2 semblent avoir suivi M_1 assez rapidement puis c'est le tour de P_4, de la canine définitive et enfin de M_3 dont l'acquisition était très tardive d'après le degré d'usure des dents antérieures.

Par conséquent, l'éruption dentaire chez *Pterodon dasyuroides* se faisait dans un ordre différent de celui des Fissipèdes et en particulier des Canidae.

Moulage endocrânien

« On n'a décrit jusqu'ici qu'un très petit nombre de moulages naturels ou artificiels de la cavité encéphalique des Créodontes ». Ces mots par lesquels Piveteau (1935, p. 99) inaugurait l'étude du moulage endocrânien de *Pterodon dasyuroides*, demeurent toujours d'actualité. Son étude originelle, à laquelle plusieurs extraits seront empruntés, constitue encore l'élément de référence ; à partir du même arrière-crâne provenant de la collection Filhol [1], des moulages très précis, réalisés à l'aide d'élastomères, ont permis de compléter ce travail antérieur, déjà ancien.

Le moulage endocrânien reflète dans son allure générale les grands traits de l'architecture crânienne, en particulier le profil sagitto-dorsal rectiligne. L'absence de bascule occipitale et de flexure

1. Figure *in* Filhol 1884, pl. VI.

Source : MNHN, Paris

encéphalique a pour corollaire la disposition linéaire des principaux constituants du système nerveux central ; bulbes olfactifs, hémisphères cérébraux et cervelet.

En vue dorsale, le moulage a une forme triangulaire à ovée, ayant pour sommet les bulbes olfactifs, pour base les hémisphères cérébelleux à la hauteur de la formation flocculaire débordant de part et d'autre des hémisphères cérébraux (fig. 16A).

C'est également au niveau du cervelet que se situe la bauteur endocrânienne maximale, à la partie postérieure du vermis médian, mais elle s'élève fort peu au-dessus du télencéphale, en vue latérale. Dans son ensemble, le moulage endocrânien a une apparence surbaissée, où le cervelet occupe un volume important par rapport au télencéphale (fig. 17).

Rhinencéphale. — Sur les nouveaux moulages, les bulbes olfactifs sont tronqués et pratiquement absents. Aussi, pour pallier cette lacune, ferons-nous appel aux observations de Piveteau : « Les lobes olfactifs ne sont pas recouverts par les hémisphères cérébraux mais se trouvent dans leur prolongement. Ils sont bien séparés l'un de l'autre et divergent quelque peu » (p. 91). Il s'en détachait les ramifications du nerf olfactif qui traversaient la lame criblée de l'ethmoïde par de gros orifices palatins rostraux mais aussi dorsaux comme chez les Canidés actuels.

Des pédoncules courts et larges rattachaient les bulbes aux tubercules olfactifs, peu proéminents, où ne peut être décelée aucune délimitation des différents tractus.

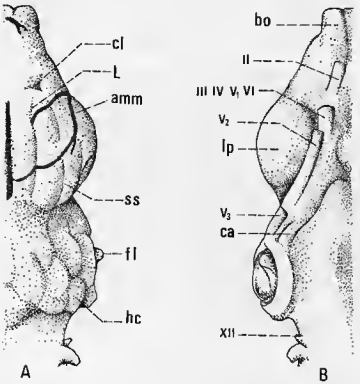


Fig. 16. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Moulage endocrânien artificiel : A, face dorsale, B, face ventrale. Gr. nat.

a.m.m., artère méningée moyenne ; b.o., bulbe olfactif ; ca., entocarotide ; cl., coronal ou sillon γ ; fl., flocculus ; h.c., hémisphère cérébelleux ; L., latéral ; l.p., lobe piriforme ; ss., suprasylvia ; v.m., vermis médian ; II, III, IV, V_{1} VI, XII : nerfs crâniens.

De toutes les parties du rhinencéphale, le lobe piriforme est la plus volumineuse. Il apparaît comme replié sous le néopallium ; sa forme ramassée est soulignée par l'obliquité accentuée du bord postérieur du télencéphale (fig. 17). Dans la mesure où le moulage endocrânien permet indirectement d'apprécier le relief de l'encéphale, le lobe piriforme apparemment avait une surface lisse. Sa limite

Source : MNHN, Paris

supérieure externe est importante à localiser puisqu'elle traduit le degré de développement du néopallium et par conséquent, le niveau de cérébralisation. Chez *P. dasyuroides*, le tracé de la rhinale se lit de façon discontinue sur la face latérale. Son emplacement est en partie masqué par les lignes de sutures squamoso-pariétale et pariéto-alisphénoïde. Toutefois on peut reconstituer le tracé de ce sillon, depuis la face postérieure de l'hémisphère où il est très apparent, jusqu'à l'extrémité du télencéphale ; il suit un trajet peu sinueux, situé plus bas dans sa partie postérieure que ne l'a décrit Piveteau. Le maximum de concavité se situe à la limite du lobe piriforme, du néopallium et de l'emplacement supposé du tractus olfactif latéral. La rhinale antérieure rejoint la rhinale postérieure en formant un angle très ouvert, voisin de 180°.

Néopallium. — Le néopallium de *P. dasyuroides* (fig. 16A, 17) est plus développé que celui de *Cynohyaenodon cayluxi* comme en témoignent la position basse des rhinales et le nombre plus élevé de sillons. Cependant les hémisphères cérébraux demeurent toujours séparés du cervelet par un large espace ; en avant, ils ne recouvrent pas non plus les bulbes olfactifs, surplombant à peine leurs pédoncules ; en vue ventrale, le cortex néopalléal est peu apparent et seulement en avant du lobe piriforme.

La fissuration est d'un type simple. D'après Piveteau, « les détails du cerveau sont insuffisamment imprimés sur la surface de l'os ; le tracé des sillons et des circonvolutions ne peut donc être fait que d'une manière approximative ».

De la scissure interhémisphérique aux rhinales, s'observent deux sillons principaux, parallèles, enserrant un gyrus amygdoïde, haut situé sur la face latérale. Profondément incisés dans leur trajet postérieur, ils sont remarquablement brefs, dépassant peu le point de rencontre supposé des rhinales. Le sillon inférieur se poursuit jusqu'à l'extrémité postérieure du néopallium, en s'incurvant vers la rhinale postérieure. Piveteau les décrit comme « sensiblement rectilignes ». En fait, seule leur portion médiane l'est effectivement, tandis que leurs extrémités antérieures convergent et les postérieures divergent. Ces deux sillons ont été interprétés par Piveteau comme étant respectivement un latéral et une suprasylvia, par comparaison avec les stades de développement de la fissuration néopalléale des autres Placentaires.

En avant des deux sillons décrits ci-dessus et dans le prolongement de la suprasylvia, s'étend une dépression grossièrement losangique qui peut, par sa situation, être interprétée, soit comme ébauche de coronal, soit comme sillon γ. S'il s'agit du « coronal » bien que le tracé de ce sulcus ne soit en continuité, ni avec la suprasylvia, ni avec le latéral, le moulage de *P. dasyuroides* représenterait le stade morphologique précédant celui de *Megistotherium osteothlastes*, Hyaenodontinae du Miocène libyen, où la jonction coronal-suprasylvia est réalisée. Mais, selon cette interprétation, la fissuration du lobe frontal de *P. dasyuroides* s'apparente plutôt à celle décrite chez les Artiodactyles (Dechaseaux, 1969a) plutôt qu'à celle signalée chez les Fissipèdes, où le coronal rejoint le latéral.

Russel et Sigogneau (1965) mentionnent également chez *P. dasyuroides*, la présence d'une « fosse sylvienne vaguement délimitée ». Cette pseudosylvia, qui se situe dans le prolongement de la rhinale antérieure, au-dessus de la rhinale postérieure, est partiellement masquée par la ramification postérieure de l'artère méningée moyenne, tandis que le rameau antérieur, traversant en oblique la suprasylvia, apporte la preuve formelle de l'absence d'operculisation du territoire central. Cependant, en toute rigueur, la liaison pseudosylvia-rhinale ne pouvant pas être observée, l'interprétation de Russell et Sigogneau est discutable ; la forme et la position des sillons, l'évolution et l'ontogénie de la fissuration chez les Placentaires tendent plutôt à l'infirmer. Au cours de l'ontogenèse, la pseudosylvia apparaît à la rencontre des deux rhinales, en rapport avec le développement de la flexure télencéphalique et de l'accroissement prépondérant du territoire périphérique ; elle devient le centre d'un ensemble de deux sillons concentriques : la suprasylvia et le latéral. Ce n'est pas la disposition observée chez *P. dasyuroides*. Si la flexure télencéphalique a existé, elle devait être de faible amplitude car la suprasylvia et le latéral n'ont pas une disposition concave, mais ils s'allongent plus ou moins parallèlement à l'ébauche de « pseudosylvia », elle-même très inclinée par rapport aux rhinales.

Dans ces conditions, il paraît peu probable qu'une « pseudosylvia » ait pu se développer. Trois hypothèses peuvent alors être avancées :

1) il pourrait s'agir de l'ébauche de l'ectosylvia, bien que son apparition soit aussi improbable que celle de la pseudosylvia pour les mêmes raisons ;

Source : MNHN, Paris

2) ce serait l'équivalent du sillon δ caractéristique des Artiodactyles chez lesquels il a seulement été décrit, jusqu'à présent ;

3) il reste l'éventualité d'un sillon accessoire particulier à *P. dasyuroides.*

Indépendamment de l'homologie de ce sillon avec l'un de ceux observés sur le moulage endocrânien des autres placentaires, sa présence entre les rhinales et la suprasylvia témoigne de l'accroissement du territoire central sur le périphérique.

Parallélement à la suture endocrânienne squamoso-alisphénoïdale, entre la partie distale de la rhinale postérieure et la suprasylvia, s'observe une dépression oblique d'arrière en avant et de haut en bas. Consécutif au développement du lobe temporal, ce sillon peut être rapproché de la postsylvia ou bras postérieur de la suprasylvia de certains Fissipèdes (Procyonidae, Ursinae, Lutrinae). L'analogie de plan ne permet qu'une comparaison superficielle car une différence importante sépare les deux dispositions : tous ces Arctoïdes ont un encéphale globuleux et ils présentent une operculisation partielle ou totale du territoire central, inexistante chez *P. dasyuroides.*

Il est aussi possible que ce sillon soit particulier à *Pterodon.* Son absence chez *Hyaenodon* et chez *Megistotherium,* qui par ailleurs ont atteint ou dépassé le stade d'organisation de *Pterodon,* incite à prendre en considération cette possibilité.

En définitive, la fissuration néopalléale de *Pterodon dasyuroides* comprend cinq sillons dans lesquels on peut reconnaître de la scissure interhémisphérique aux rhinales :

— un latéral,
— une suprasylvia précédée d'une ébauche de coronal ou de sillon γ,
— une postsylvia (?)
— un sillon δ.

Jusqu'à présent, *Pterodon dasyuroides* était cité comme exemple de carnassier à fissuration néopalléale primitive, simple, à deux sillons, suprasylvia et latéral. Un examen attentif montre que la fissuration est d'un type complexe, dû à l'important développement du néopallium qui affecte d'une part le lobe temporal et le lobe frontal, d'autre part la région entre la suprasylvia et les rhinales. En conséquence, les rhinales occupent une position plus basse sur la face latérale que celles de *Cynohyaenodon cayluxi.*

Cet accroissement pourrait être accompagné d'un déplacement du latéral, selon le phénomène d'introversion mis en évidence dans l'histoire du cerveau des Équidés par Edinger (1929) car le gyrus qui sépare ce sillon de la scissure interhémisphérique est plus étroit que celui de *C. cayluxi.* Il serait logique d'en déduire un déplacement corrélatif de la suprasylvia. Par suite du manque d'éléments de comparaison, celui-ci ne peut pas être tenu pour certain ; mais, si un tel déplacement s'est produit, la suprasylvia se creusant à la limite supérieure des noyaux gris centraux, on pourrait être conduit à admettre un accroissement de ceux-ci, donc d'une partie du paléencéphale. Or, J. et A. Delmas (1965, p. 15) écrivent à propos du paléencéphale « qu'il est le domaine de la personnalité inconsciente et involontaire... Il préside à la coordination des activités nerveuses sous-jacentes soit motrices pour les automatismes les plus délicats et les mieux adaptés, soit sensitivo-sensorielles par l'intégration consciente diffuse des influx, soit affectives par leurs manifestations les plus expressives que sont le rire et le pleurer, soit végétatives pour la régulation des grandes fonctions viscérales ». On conçoit alors les conséquences que la croissance du paléencéphale aurait sur le comportement de *P. dasyuroides.*

L'apparition d'un sillon propre au lobe temporal à un stade évolutif encore primitif par bien des côtés, incite à considérer ce sillon comme ayant une origine mécanique identique à celle de la pseudosylvia et l'ectosylvia, mais, à la différence de ces deux derniers, il est sans rapport avec la flexure télencéphalique.

Mésencéphale. — Un large chenal sépare les hémisphères cérébraux du cervelet. Piveteau suppose que dans l'espace ainsi à découvert, « sur l'animal vivant, les tubercules quadrijumeaux étaient visibles » (Piveteau, 1935, p. 92).

L'exposition du cerveau moyen paraît tout à fait vraisemblable, compte tenu du faible développement du néocortex et de l'écartement de la partie postérieure des hémisphères cérébraux, décrivant

Source : MNHN, Paris

une large échancrure cordiforme. Elle ajoute ainsi un nouvel élément à la liste déjà longue des caractères primitifs relevés sur le moulage endocrânien.

Cervelet. — La cavité cérébelleuse a une capacité approximativement égale à la moitié de celle de la fosse cérébrale. En conséquence, le cervelet « est extrêmement volumineux relativement au cerveau antérieur » (Piveteau, 1935, p. 92) et très apparent parce que non recouvert par le néopallium.

De profil, il est plus élevé que le télencéphale, car le vermis médian fait fortement saillie entre les deux hémisphères cérébelleux ; en outre, la largeur maximale du moulage se situe à la hauteur de ces derniers, débordant de part et d'autre du télencéphale alors qu'habituellement, elle se situe à la partie postérieure des hémisphères cérébraux. Sur le moulage qu'a étudié Piveteau, s'observe une dissymétrie importante de l'hémisphère gauche ; malheureusement les amputations supportées par la pièce depuis sa description par cet auteur, ne permettent pas d'avancer d'hypothèse quant à la nature et l'origine de cette excroissance (accident consécutif à la fossilisation...).

La *fissura prima*, marque externe de la limite paléocerebellum-néocerebellum, est en position reculée ; comparativement, elle est plus postérieure que chez les Condylarthres, *Arctocyon* ou *Pleuraspidotherium*. Aucun autre sillon transversal n'est décelable sur le vermis. La fissure paramédiane isole les hémisphères cérébelleux dont la surface est accidentée de boursouflures séparées par des sillons peu apparents et indéterminables.

Les formations archéocérébelleuses sont très réduites. Pour Piveteau, il n'y a pas de flocculus. Néanmoins, sur la face endocrânienne du périotique, au-dessus du méat auditif interne, il existe une minuscule fossette obscure où devait prendre place une minime expansion flocculaire (pl. XIV, fig. 1).

Le fait essentiel de l'évolution du cervelet des Mammifères est le développement des hémisphères cérébelleux, masquant progressivement le vermis puis l'enfouissant entre eux, bien que de nombreux auteurs fassent allusion à une régression du cervelet au cours de l'évolution. L'importance des fonctions du métencéphale interdit toute diminution en valeur absolue du volume cérébelleux, mais on constate une réduction relative, par rapport à l'accroissement du télencéphale. Chez *P. dasyuroides*, le vermis médian, saillant, prédomine encore sur les hémisphères cérébelleux peu développés. Nous pouvons en déduire que le cervelet est resté, dans ce genre, à un stade primitif, à peine plus évolué que celui de *Cynohyaenodon cayluxi*.

Face palatine. — L'examen de la face palatine du moulage endocrânien fournit certaines précisions quant au départ des nerfs crâniens et à la constitution du plancher cérébral.

Cette face (fig. 17) s'inscrit dans un losange dont les sommets de la grande diagonale sont respectivement la mœlle épinière et les bulbes olfactifs très nettement divergents au-delà des brefs pédoncules olfactifs. Dans toute la partie rostrale, le néopallium demeure invisible, totalement masqué par le rhinencéphale.

Oblitérant partiellement les tractus olfactifs médians, les nerfs optiques quittent l'encéphale, après une base commune également courte ; ce n'est qu'au moment d'inaugurer leur trajet intrasphénoïdal qu'ils s'écartent l'un de l'autre.

Les points de départ des nerfs suivants se concentrent sur une courte distance. Contournant l'apex du lobe piriforme, sont juxtaposés le rameau maxillaire du trijumeau et le moulage des nerfs III, IV, V_1 et VI, empruntant la fente sphénoïdale, à un niveau inférieur à celui des nerfs optiques ; ils entourent une proéminence assez mal délimitée, grossièrement circulaire, logée dans une dépression du basisphénoïde. Elle correspond sans aucun doute à la région hypophysaire, malgré l'absence de véritable selle turcique. Il n'y a ni *dorsum sellae*, ni apophyses clinoïdes. C'est là une disposition plus conforme à celle des Insectivores, voire des Périssodactyles qu'à celle des Carnivores ou des Artiodactyles, où la selle turcique est profonde.

Comme chez les Mammifères paléocènes, la racine du rameau mandibulaire du trijumeau se détache de l'encéphale loin derrière le lobe piriforme, puis il emprunte la même gouttière basisphénoïdale que le rameau maxillaire. Russell et Sigogneau considèrent cette position comme étant « corrélative de l'éloignement du rocher par rapport aux hémisphères » cérébraux, (1965, p. 8). De quelle nature peut être la relation entre un os — le périotique — et un nerf — le nerf V — dont les fibres principales

Source : MNHN, Paris

sensitivo-motrices ne se rendent pas dans la région otique ? L'allongement du trajet intracrânien du trijumeau issu de la protubérance annulaire ne serait-il pas plutôt en rapport avec l'existence d'un fort tentorium osseux, l'absence de flexure télencéphalique et l'exposition du cerveau moyen ?

Médialement à la sortie du rameau mandibulaire du trijumeau, s'observe une fine empreinte en crête allant du trou déchiré antérieur vers la fosse hypophysaire. C'est probablement la trace d'une ramification de l'artère entocarotide, participant à la formation du polygone de Willis, et irriguant la base de l'encéphale. Rien ne permet de préjuger de l'emplacement du ganglion de Gasser.

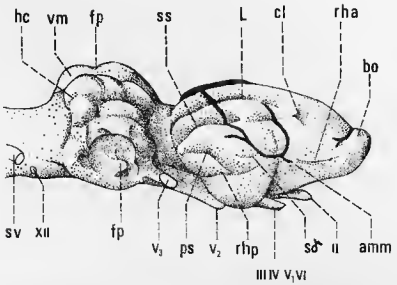


FIG. 17. — *Pterodon dasyuroides* Bl. Moulage endocrânien artificiel : face latérale. Gr. nat.

a.m.m., artère méningée moyenne ; b.o., bulbe olfactif ; cl., coronal ou sillon γ ; fl., flocculus ; f.p., *fissuro prima* ; h.c., hémisphère cérébelleux ; L., latéral ; pss., postsylvia ; rh.a., rhinale antérieure ; rh.p., rhinale postérieure ; s δ., sillon δ ; ss., suprasylvia ; s.v., sinus veineux ; v.m., vermis médian ; II, III, IV, V_1, V_2, VI, XII : nerfs crâniens.

Une forte dénivellation sépare la région de la fosse hypophysaire de celle du tronc cérébral. Non seulement des nerfs, mais aussi divers vaisseaux artériels (ramifications de la carotide interne) et veineux empruntaient la large gouttière soulignant la base de la fosse hypophysaire. Piveteau avait noté l'absence de trace laissée par le pont de Varole ; l'emplacement du bulbe rachidien correspond à une faible dépression du basioccipital entre les deux trous déchirés postérieurs primitifs. Au-delà commençait la moelle épinière, de section ovalaire à grand axe horizontal.

Au-dessus du plancher de la fosse cérébelleuse, dont elle est séparée par une lacune circumpétro-basilaire, s'élève la paroi latérale endocrânienne, centrée sur le périotique entouré du squamosal (pl. XIV, fig. 1).

La face endocrânienne du rocher est en forme de bourrelet tordu en S avec une partie postérieure triangulaire. Le canal semi-circulaire supérieur s'enroule autour de la *fossa subarcuata*, minuscule. La *crus commune* la sépare du méat auditif interne large et conique. La crête falciforme subhorizontale le partage en une portion dorsale pour le nerf VII et une portion ventrale pour le nerf VIII.

Circulation endocrânienne. — La circulation veineuse a été décrite par Guth (1964). La majeure partie a un trajet intra-osseux que l'ablation de la paroi médiale des canaux a mis en évidence.

La gouttière sagittale du sinus longitudinal supérieur est relayée, à partir du bourrelet osseux séparant les fosses cérébrales et cérébelleuse, par un système de conduits dont l'un parcourt la crête cérébro-cérébelleuse jusqu'au foramen postglénoïdien. Il s'en détache, à quelque distance de la pénétration du sinus longitudinal supérieur, une ramification cheminant horizontalement dans l'épaisseur

Source : MNHN, Paris

du pariétal, puis verticalement à travers l'occipital, pour rejoindre le foramen situé sur la face endocrânienne de l'exoccipital, en arrière du trou condylien. La première voie décrite était empruntée par le sinus transverse prolongée par le sinus temporal ; la deuxième correspondait au passage du sinus sigmoïde qui se bifurquait avant d'atteindre la face endocrânienne de l'exoccipital. Le rameau antérieur suivait le canal condylien, et rejoignait le *foramen jugulare* ; le postérieur longeait la face endocrânienne du condyle occipital et, après avoir reçu une veine du diploë, allait constituer la veine vertébrale.

Guth laisse planer un doute sur l'existence des sinus pétreux. Le sinus pétreux inférieur est indubitable : il est logé dans une gouttière du basioccipital, prolongeant le canal condylien. Le sinus pétreux supérieur paraît moins certain bien que, du point de vue anatomique, sa disparition semble peu probable. En outre, il existe, en arrière du rocher, un réseau de sillons de petit calibre, convergeant vers le foramen *jugulare* et l'ouverture antérieure du canal condylien, dans lequel on peut voir un argument en faveur de la présence du sinus pétreux supérieur.

Face endocrânienne de la cavité cérébro-cérébelleuse (pl. XIV, fig. 1). — L'intervalle cérébro-cérébelleux était en partie comblé par un tentorium osseux ne se détachant pas de la protubérance occipitale interne mais loin en avant de celle-ci. Cette cloison qui obstrue partiellement la communication entre la fosse cérébelleuse et la fosse cérébrale a donné lieu à peu d'observations chez les Mammifères. Or, sa situation et son extension sont probablement corrélatives de l'enroulement céphalique et du développement du lobe occipital. C'est pourquoi il serait intéressant de mieux connaître ses constituants et les étapes de sa formation afin de pouvoir retracer les modalités évolutives de la cavité cérébrale et de déterminer les rapports entre l'accroissement de l'encéphale et celui du squelette crânien.

Chez *Pterodon dasyuroides*, le tentorium peu incliné par rapport à la base du crâne est essentiellement formé par un épaississement du squamosal auquel fait suite une crête issue de l'alisphénoïde bordant la gouttière pour le rameau maxillaire du trijumeau, jusqu'à l'orifice de sortie extra-crânien de ce dernier. La limite la plus antérieure de la fosse cérébelleuse dépasse donc largement l'apex de la face antérieure du rocher qui ne participe absolument pas à l'édification du tentorium, alors qu'elle y contribue chez les Fissipèdes et les Périssodactyles.

Quant au pariétal, sa contribution est réduite à la partie sommitale de la cloison alors que, chez les Mammifères placentaires récents possédant un tentorium osseux, ordinairement le pariétal participe davantage à sa formation.

PTERODON DASYUROIDES ET LES AUTRES ESPÈCES DE *PTERODON*

Selon les anciens auteurs, pendant l'Éocène supérieur, six espèces de *Pterodon* auraient vécu en Europe occidentale, successivement ou conjointement. Selon les conceptions synthétiques ou, au contraire, analytiques, un même matériel est dispersé ou rassemblé spécifiquement entre *P. dasyuroides* Bl., *P. quercyi* Filhol, *P. biincisivus* Filhol, *P. magnum* Rütimeyer, provenant de Moutiers (Jura suisse), *P. coquandi* et *P. cuvieri* Pomel, de La Débruge.

Nous ne mentionnons que pour mémoire, *P. exiguum*, espèce de *Hyaenodon*, que Gervais (1873) attribua par erreur de *Pterodon*.

Comme tous les Hyaenodontinae, *Pterodon dasyuroides* présente une variabilité dentaire importante, à l'origine de ces distinctions spécifiques dont l'examen permet de proposer des conclusions taxinomiques différentes de celles de nos prédécesseurs.

PTERODON COQUANDI. — Pomel [1] (1853), suivi par Bravard, avait proposé de distinguer sous le nom de *P. coquandi* les individus de *P. dasyuroides* un peu plus petits et à troisième molaire supérieure

1. Dans son Catalogue des Vertébrés fossiles du département de l'Allier, Pomel (1853) distingue deux espèces de *Pterodon* dans le matériel de La Débruge : *P. coquandi* et *P. cuvieri*. Mais précédemment (1846) il avait déjà désigné, sous le nom de *P. cuvieri*, le *Taxotherium parisiense* de Blainville.

Source : MNHN, Paris

plus étroite. Ces derniers entrant dans les limites de variations de *P. dasyuroides*, ce *morphospecies* est invalide et tombe en synonymie avec *P. dasyuroides* comme l'avait suggéré Martin (1906).

Pterodon quercyi. — En ce qui concerne *P. quercyi*, le problème est plus complexe car Filhol n'a pas figuré cette espèce, qu'il mentionne incidemment au cours de ses travaux (1882a). De son côté Schlosser met en doute sa validité mais conserve provisoirement cette espèce. Par ce nom spécifique nouveau, Filhol et Schlosser établissaient une discrimination entre les individus à 3/3 I et 4/4 P et ceux dont la dentition comporte 2/2 I et 4/3 P.

Or, il a été établi précédemment (p. 70) qu'aucun *Pterodon* européen ne possède 3/3 I. Quant à P 1/1 sa présence fluctuante sur un côté de la mâchoire et non sur l'autre suffit à lui ôter toute signification diagnostique.

P. quercyi et *P. coquandi*, éléments de la variation intraspécifique de *P. dasyuroides*, ne doivent pas en être distingués spécifiquement.

Pterodon biincisivus. — Le nombre réduit d'incisives supérieures — deux — est également à l'origine de la création d'une autre espèce, *P. biincisivus*, par Filhol (1876 6b). L'holotype (Qu 8636) est le maxillaire droit d'un sujet adulte (pl. XIV, fig. 2a, b). Il porte une rangée dentaire incomplète (P^1, P^2 et M^3 sont brisées) dont l'émail est profondément corrodé, rendant les mesures approximatives. Prémolaires et molaires sont morphologiquement semblables à celles de *P. dasyuroides*. Seule P^3 en diffère par sa moitié distale étroite, sans dilatation linguale.

Indépendamment du nombre d'incisives, Schlosser considérait comme spécifiquement distinctifs la plus faible taille, le recul du tubercule interne de P^4, le métacône plus élevé que le paracône alors que, pour ce dernier caractère, *P. biincisivus* se comporte comme *P. dasyuroides*. Il rapporte aussi à cette espèce plusieurs dents isolées, dont des molaires inférieures (1887, pl. V, fig. 6, 7, 18, 20, 22). La M^2 des figures 3 et 4 n'appartient ni à *P. dasyuroides* ni à *P. biincisivus*, mais à un autre Hyaenodontinae, *Paroxyaena galliae*. Quant aux molaires inférieures des figures 6-7, 18-20, elles appartiennent l'une à la denture définitive, l'autre à la denture de lait de *P. dasyuroides*.

De tous les critères retenus par Filhol et par Schlosser, seul celui de la taille peut être pris en considération. Mais la gracilité de *P. biincisivus* ne saurait en elle-même suffire pour le distinguer spécifiquement de *P. dasyuroides*. Sur les diagrammes (fig. G10 et G11), *P. biincisivus* occupe effectivement une place marginale mais non isolée ; en l'absence de séries plus complètes et plus significatives, nous nous rallions à la proposition de Martin de considérer *P. biincisivus* comme synonyme de *P. dasyuroides*.

R. Savage (1965) a proposé de transférer *P. biincisivus* à *Metapterodon*, genre connu uniquement dans le Miocène africain, dont il serait le représentant européen. D'après la description originale de Stromer (1926), *Metapterodon kaiseri* montre une régression totale du tubercule interne à P^3. P^4 est plus courte que la dent qui la précède et la position reculée de son protocône tend à prouver que cette cuspide est engagée également dans la voie de la disparition. Quant aux molaires, elles sont au nombre de trois mais la troisième est tout à fait rudimentaire. Les deux premières molaires sont caractérisées par la fusion du paracône au métacône en un haut tubercule comprimé, par le parastyle minuscule porté par le bourrelet cingulaire qui court le long des faces vestibulaire et mésiale, et par la largeur de l'espace séparant le pseudamphicône du protocône. *Metapterodon zadoki* Savage, du Kenya, diffère de l'espèce *M. kaiseri* par la réduction très poussée du protocône des molaires et l'épaississement de la moitié postéro-linguale de P^3.

Bien que connus de façon fragmentaire, *M. kaiseri* et *M zadoki* sont apparemment plus avancés dans la réalisation d'une dentition coupante que *P. biincisivus* chez lequel, sauf pour P^3, aucun des caractères cités ci-dessus ne s'observe et rien ne les annonce ; au contraire, le pseudamphicône de *P. biincisivus* montre la prédominance du paracône sur le métacône.

C'est à Stromer que l'on doit le rapprochement *Metapterodon-Pterodon* mais morphologiquement *Metapterodon* paraît plus proche de *Hyaenodon* que de *Pterodon*. L'origine du genre *Metapterodon* est sans doute à rechercher du côté des ancêtres des rameaux africains d'*Hyaenodon*, d'autant qu'il se pourrait qu'il fût déjà individualisé au niveau du Fayoum. En effet, il existe dans les collections du British Museum un fragment de maxillaire (M. 9476) portant P^4 et M^1 en partie brisée, qui pourrait avoir appartenu à ce genre ou l'avoir annoncé.

Source : MNHN, Paris

Dans son ouvrage sur les Créodontes de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur, Martin a rapporté à *P. dasyuroides* plusieurs molaires supérieures (Q 12, QC 814) apparemment plus primitives que celles de l'holotype. Pour cette raison, il les considérait comme ayant appartenu à une forme ancestrale cependant non distincte spécifiquement, en quelque sorte un cline. Au même type, se rattachent deux molaires supérieures interprétées comme déciduales, l'une figurée par Schlosser (1887, pl. V, fig. 3-4) sous le nom de *P. biincisivus*, l'autre par Rütimeyer (1891, pl. VII, fig. 16a et b). Sans doute, en l'absence d'un matériel plus complet, aurions-nous hésité à distinguer d'une façon autre que spécifique ces dents isolées. Mais, dans les collections du Laboratoire d'Actuopaléontologie de l'Université catholique de Louvain, est conservé un museau aux rangées dentaires suffisamment complètes pour attribuer tous ces restes à *Paroxyaena gallíae* (Filhol).

Un autre rapprochement doit être envisagé, avec *Pterodon magnum* Rütimeyer (1891). Cette espèce n'est connue que par son holotype, une molaire supérieure (M^3), incomplète, dont manque toute la partie linguale, provenant non d'Egerkingen, mais de Moutiers (Jura bernois, Suisse) selon une communication personnelle du Dr Hürzeler, confirmant l'assertion de R. Martin. Rütimeyer l'avait distinguée de *Pterodon dasyuroides* en raison de sa grande taille et de la ridulation de l'émail. Il faut ajouter à ces deux caractères que le parastyle est réduit, le cingulum persiste sur la face linguale du métastyle, le paracône est partiellement fusionné au métacône et leur apex divergent. Tous ces caractères ont été observés également sur des dents isolées du calcaire de Lamandine (Tarn-et-Garonne) et indiquent une spécialisation distincte de celle de *Pterodon*. Par conséquent, si ce n'est à la même espèce, du moins est-ce au même genre (*Paroxyaena*) que tous ces spécimens doivent être attribués.

De tous les auteurs, Martin est le seul à avoir tenté de retracer l'évolution de *Pterodon*. Pour lui, le genre était monospécifique à l'échelle européenne ; les différences observées — principalement odontologiques — n'étaient que la marque de transformations survenues au cours du temps. Il fixait son apparition au « Ludien inférieur » et faisait remonter sa disparition à la fin de l'Oligocène inférieur. Son absence à Euzet-les-Bains ne l'empêchait pas de concevoir que le rameau était apparu à la fin de l'Éocène moyen avec les formes d'Egerkingen pour s'éteindre définitivement à l'Oligocène moyen avec *Apterodon*. Hésitant sur les liens unissant *Apterodon* et *Dasyuroidon* (en fait synonymes d'après Szalay 1967 et Lange 1967), il maintenait leur distinction mais les supposait très proches et plus évolués que *Pterodon*. Il écartait formellement toute filiation directe entre les *Pterodon* européens et les *Pterodon* africains, pour des raisons chronologiques. S'il n'est pas possible d'adopter intégralement de telles conclusions, tout porte à croire que *Pterodon* est monospécifique, en Europe occidentale, pendant le Ludien et qu'il disparaît à la limite Éocène-Oligocène. Les variations enregistrées ne sont que le reflet de son évolution endémique, conséquence du morcellement de la presqu'île européenne, par la Mer du Nord et la Thétys, à l'Éocène supérieur.

ÉVOLUTION ET RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES

En dehors du gypse de Montmartre, des phosphorites du Quercy et de La Débruge, *Pterodon dasyuroides* a été mentionné dans de nombreux gisements : en France, Baby [1], Mas-Ste-Puelles [1], Les Ondes, Baylac (Lot), Villeneuve-la-Comptal, St-Capraise-d'Eymet ; en Suisse, à Obergosgen ; en Allemagne Weissenburg, Frohnstetten [1] ; en Grande-Bretagne, dans les Bembridge Limestones de l'Ile de Wight.

Dans chaque localité, l'espèce est représentée par un petit nombre de spécimens, qui peut à la rigueur être interprété écologiquement comme représentant un élément faunique peu abondant. Comme, il n'y a pas de concurrent fissipède, à la même époque, pouvant rivaliser en taille et en comportement, ce n'est pas dans le domaine compétitif qu'il faut rechercher la raison de la rareté constatée.

1. Non vu.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne le Quercy, jusqu'à présent, malgré le nombre élevé de gisement dont l'étude a été reprise récemment, aucun n'a livré de nouveaux restes de *P. dasyuroides*. Les anciens auteurs citent divers *loci* ; au hasard, on relève les noms de Lamandine, Escamps, Bach, Caylus, qui n'ont en réalité aucune valeur stratigraphique car ces noms correspondent à des centres d'extraction de phosphates autour desquels une dizaine de puits, parfois davantage, étaient en exploitation et dont la proximité géographique n'est pas forcément un gage de synchronisme. Par conséquent, ni les gisements des phosphorites, ni Montmartre pourtant classiques, ne permettent de dater de façon précise *Pterodon dasyuroides*. Il faut procéder par comparaison en faisant appel à d'autres gisements bien datés. Tous sont d'un âge antérieur à la grande coupure de Stehlin, c'est-à-dire à la limite Éocène-Oligocène. Cet événement majeur pour les paléomammalogistes, ne saurait être assimilé à une amputation faunique, inexorable, aussi catastrophique que l'expression le suggère. Une disparition totale n'a pas frappé la faune, précédant son renouvellement par la venue de vagues d'immigrants d'origine asiatique, déferlant sur l'Europe occidentale lors des retraits intermittents de la mer ouralienne. Mais il est remarquable que *P. dasyuroides* soit absent de tous les gisements d'âge plus tardif. Absent de Ronzon ou d'Aubrelong 1, et à plus forte raison des niveaux de l'Oligocène moyen, *Pterodon* n'a pas su ou pu se maintenir devant la montée des Fissipèdes, alors qu'il coexistait avec d'autres Créodontes (*Hyaenodon*, *Cynohyaenodon*...).

Dans l'état actuel des connaissances, de fortes présomptions portent à penser qu'il est d'origine européenne. Des niveaux du Cuisien supérieur du Geiseltal, Matthes (1967c) a décrit *Oxyaenoides bicuspidens*, qui semble bien se situer dans son ascendance (cf. Van Valen et Mellett, 1968 ; Lange-Badré, 1972). Les deux autres espèces lutétiennes, *O. schlosseri* d'Egerkingen et *O. lombarti* du poudingue de Palassou, sont fortement engagées dans la voie menant vers *Pterodon dasyuroides* (Crochet, Crouzel, Lange-Badré, 1976).

Soupçonné à Robiac où il est représenté par un fragment de P_4, absent à Euzet-les-Bains probablement pour des raisons écologiques, il est relativement abondant à La Débruge. Les anciens auteurs lui assignaient un âge éocène supérieur *s.l.*, ce que confirme pleinement la révision des données stratigraphiques. Il persiste jusqu'à St-Capraise-d'Eymet, que Brunet (1975) considère d'un âge un peu plus récent que Frohnstetten.

Dans sa compréhension actuelle, *Pterodon dasyuroides* a donc eu une durée de vie relativement courte, au cours de laquelle il a peu évolué. C'est là d'ailleurs une observation très générale pour l'ensemble des Créodontes. Cette évolution porte essentiellement sur l'accroissement de taille des dents jugales de la quatrième prémolaire à la deuxième molaire incluse, accompagné du développement du parastyle, de la disparition des conules et d'une régression de la troisième molaire. Quant à la fusion du paracône et du métacône en un pseudamphicône, elle présente des modalités.

Le genre *Pterodon* ne s'est pas cantonné aux régions occidentales européennes. Sa présence a été également signalée en Asie [1] par Matthew et Granger (1925a) et tout récemment par Chow Minchen (1975) ; en Afrique orientale par Andrews (1906), Osborn (1909) et Savage (1965). Sa répartition apparaît donc comme étant à dominante holarctique. Cependant, l'appartenance de certaines espèces au genre *Pterodon* doit être reconsidérée et discutée à la lumière des connaissances récentes, en particulier à cause de la fréquence des cas de parallélisme observés chez les Créodontes, lesquels incitent à opérer avec beaucoup de prudence des rapprochements, à partir d'un matériel fragmentaire.

C'est ainsi que *P. hyaenoides*, Matthew et Granger, diffère sensiblement de l'espèce-type. L'holotype, un crâne assez bien conservé, dépourvu d'arcades zygomatiques, provient de la formation Shara-Murun (Éocène supérieur) à Ula-Usu (Mongolie). D'après les figures et les observations de Matthew et Granger, cette espèce serait plus évoluée que *P. dasyuroides*, à un point tel qu'elle justifierait une distinction générique de *Pterodon*. Sur les molaires, le protocône a presque complètement régressé ; la fusion du paracône et du métacône est presque achevée ; la troisième molaire est vestigiale et isolée sur la portion maxillaire de l'arc zygomatique ; les parastyles sont inexistants. Matthew et Granger

1. Nous ne tenons pas compte de la mention ?*Pterodon* faite par Young et Bien (1935) dans la série de Kuanchuang (Éocène), qui, d'après l'illustration, est erronée. En particulier le paracône et le métacône sont totalement fusionnés.

Source : MNHN, Paris

voyaient dans *P. hyaenoides* un « intermédiaire » entre *Pterodon* et *Hyaenodon* mais les caractères dentaires le rapprochent plus vraisemblablement du second que du premier.

* * *

En Amérique du Nord, *Pterodon* ne semble pas avoir trouvé des conditions favorables à son épanouissement. Mellett (1969b) a montré que *P. grandis* Cope constituait un genre autonome, *Hemipsalodon*, ayant évolué parallèlement à *Pterodon* et ayant occupé une niche écologique comparable si ce n'est identique ; quant à *P. californicus*, Stock (1933), il est assez mal connu. D'après Mellett, il s'agirait de la denture de lait de *Hyaenodon vetus*.

* * *

De tous les rameaux extra-européens, le plus « fortuné » sous l'angle de la durée et de la spéciation fut l'africain. *Pterodon* fait sa première apparition au Fayoum dans les formations de Gebel Qatrani datées de la base de l'Oligocène ; il persiste jusqu'au Miocène inférieur inclus au Kenya et en Ouganda.

Andrews et Osborn avaient distingué parmi les représentants du Fayoum trois espèces : *P. africanus*, *P. phiomensis*, *P. leptognathus*. Une quatrième espèce, *P. nyanzae*, créée par R. J. G. Savage pour une forme d'Afrique orientale, a ultérieurement été rapportée par son auteur au genre *Hyainailouros*, rapprochement que nous reprenons à notre compte après examen du matériel africain au British Museum et de *H. sulzeri* Biederman, conservé au Musée d'Histoire naturelle de Bâle (Suisse).

P. africanus surpasse de 30 à 50 % la taille de *P. dasyuroides*. Pratiquement contemporain, il représente une voie évolutive distincte de celle de ce dernier. D'une part, il est plus primitif par sa formule dentaire complète (3/3, 1/1,4/4, 3/3), par la position du protocône en regard du paracône. Il témoigne de spécialisations qui annoncent et préfigurent celles de *Hyainailouros* : fusion totale du paracône et du métacône, développement du parastyle, absence de conules, protocône proche du pseudamphicône. Morphologiquement, *Hyainailouros* prolonge *P. africanus* ; il peut en avoir été de même biologiquement. Il aurait pris naissance en Afrique orientale, au Miocène inférieur [1], à partir ou au voisinage de *P. africanus* ; de là, par émigration, il aurait gagné les Indes (Pendjab, Bugti Hills) où Pilgrim a mentionné sa présence ; à l'ouest, il aurait atteint l'Europe occidentale, où il est connu au Burdigalien (Orléanais) et au Vindobonien (Weiltheim). Issu de la même souche que *P. dasyuroides*, *P. africanus* apparaît comme un épisode africain dans l'histoire évolutive du genre *Pterodon* eurasiatique.

La distinction entre *P. africanus* et *P. phiomensis* prête à controverse. Grâce au Dr Mellett, nous avons pu comparer un moulage de l'holotype de *P. phiomensis* avec *P. africanus* et *P. dasyuroides*. Morphologiquement, *P. phiomensis* et *P. africanus* sont identiques, mais la première espèce est inférieure à la seconde, d'un tiers environ. En fait, la différence de taille avec le matériel rapporté à *P. africanus* par Osborn (1909) est plus faible (20 %) qu'avec l'holotype dont Andrews (1906) ne précise malheureusement pas le niveau stratigraphique. Par conséquent, *P. phiomensis* pourrait être un stade de la lignée de *P. africanus*, à moins que l'écart dans les dimensions caractérisent un dimorphisme sexuel, fréquent, chez les Hyaenodontidae.

En revanche, *P. phiomensis* se sépare nettement de *P. dasyuroides*, outre par sa taille, par sa symphyse plus courte, ne dépassant pas P_3, par sa dentition plus coupante, par ses molaires aux bords effilés, par l'entocingulum saillant des prémolaires et par le talonide de P_4 portant un hypoconide.

Quant à *P. leptognathus* Osborn, il se singularise profondément par rapport aux espèces précédentes, par la réduction et l'espacement de ses prémolaires allant jusqu'à un véritable diastème entre P_2 et P_3, par la gracilité générale de la dentition et de la mandibule, par la présence d'un cingulum vestibulaire sur les prémolaires et les molaires, par ses molaires à talonide bas, réduit et coupant. Tous ces caractères suggèrent des réserves quant à l'appartenance de *P. leptognathus* au genre *Pterodon*.

1. La distinction de dents isolées de *P. africanus* et de *Hyainailouros* paraît très improbable à ce niveau-là.
2. *P. leptognathus* doit vraisemblablement être attribué au genre *Isohyaenodon* Savage.

Source : MNHN, Paris

Enfin, dans des niveaux qui seraient du même âge que ceux ayant livré les espèces ci-dessus mentionnées, Chow Minchen (1975) a fait connaître une espèce nouvelle, *P. dahkoensis* (Éocène final du Bassin de Lunan, Yunnan). *P. dahkoensis* est tout à fait remarquable par sa grande taille, ses larges talonides conférant aux molaires des contours quadrangulaires, en vue occlusale. Celui de M_3, en bassinet, serait plus primitif que celui de *P. dasyuroides*, en crête ; toute la dentition est moins effilée également. Le resserrement de la rangée dentaire et l'élargissement des moitiés distales des dents jugales semblent indiquer une spécialisation vers une dentition broyeuse plus marquée que celle de l'espèce d'Europe occidentale. Mais, ni la position stratigraphique de cette espèce, ni les caractères morphologiques n'éclairent les origines de *P. dasyuroides*.

Dans l'état actuel des connaissances, l'histoire de *Pterodon* peut se schématiser ainsi : ce genre né en Europe occidentale, eut l'Afrique orientale pour centre de dispersion. En Europe, la présence de *Pterodon* de part et d'autre de la mer ouralienne présente un grand intérêt, car elle confirme l'existence d'échanges fauniques entre l'Europe et l'Asie, au cours du Paléogène. Le détroit de Turgaï ne constituait pas un obstacle infranchissable mais il fonctionnait comme une barrière temporaire qu'a pu franchir un carnassier.

Selon toute vraisemblance, *Pterodon*, habitué du climat chaud, n'a pas réussi à se maintenir devant la montée et la prolifération des Fissipèdes, en même temps que le climat se refroidissait. Pour survivre, il s'est réfugié dans les îlots (Afrique orientale) où le problème de la concurrence s'est manifesté plus tardivement, pour des raisons paléogéographiques. Mais là aussi, il ne se révèlera pas concurrentiel et il demeurera endémique.

GENRE *PAROXYAENA* Martin, 1906

Espèce-type. — *Paroxyaena galliae* (Filhol 1881b)

Synonymie. — *Pterodon magnum* Rütimeyer 1891.

PAROXYAENA GALLIAE (Filhol, 1881)

Holotype. — Un maxillaire supérieur gauche, figuré par Filhol (1884, Pl. VII, fig. 6 et 7), conservé au M.N.H.N., sous le n° Qu 8320.

Paratype. — Un museau PLV 564, conservé au Laboratoire d'Actuozoologie de l'Université catholique de Louvain (Belgique).

Autre matériel. — Molaire (Q 12) Lab. de Paléont. Univ. des Sciences de Montpellier.
Molaires (QuC 814, 836, 855) Musée d'Histoire naturelle de Bâle.
Molaires figurées par Rütimeyer (1891, Pl. VII, fig. 16).
Deux fragments de maxillaires (un droit et un gauche) dont Schlosser a figuré la M^1 (1887, Pl. 5, fig. 3 et 4). Univ. Inst. Paläont. hist. geol. Munich n° 1879 XV 33 a, b.
Deux M^1. Univ. Inst. Paläont. hist. Geol. Munich n° 1879 XV 34 a, b.
M^1 et M^2 droites. Lab. Paléont. Vert. Paléont. hum. Univ. P et M. Curie.

Synonymie. — *Oxyaena galliae* Filhol 1881b
Oxyaena galliae Filhol 1884
non *Oxyaena galliae* Filhol *in* Lydekker 1884
non *Pterodon biincisivus* Filhol *in* Schlosser 1887, Pl. 5, fig. 3, 4
Paroxyaena galliae (Filhol) *in* Martin 1906
pro parte *Pterodon dasyuroides* Bl. *in* Martin 1906.

Source : MNHN, Paris

Répartition stratigraphique. — D'après les indications de Filhol, dans le calcaire phosphaté de Lamandine daté de l'Éocène supérieur.

Fons 3 (Hérault) ; Moutiers (Suisse). Ces deux gisements sont pratiquement contemporains et remontent au Ludien inférieur.

Diagnose. — Hyænodontiné robuste et de grande taille. Foramen infraorbitaire précédé d'une dépression circulaire. Formule dentaire supérieure euthérienne complète. P^1 uniradiculée. P^3 et P^4 pourvues d'un protocône. Paracône et métacône des molaires subégaux. Paraconule petit mais net. Large cingulum sur les faces mésiale et vestibulaire. Parastyle absent. Métastyle de M^2 plus incliné que celui de M^1, par rapport à l'axe antéro-postérieur de la dent.

Historique. — Filhol (1881b) crée, à partir d'un fragment de maxillaire portant deux dents, une nouvelle espèce pour le genre nord-américain, *Oxyaena* Cope 1874. Martin (1906) émet des doutes sur la détermination de Filhol. Il pense qu'il s'agit d'un genre distinct, ayant acquis par convergence les caractères d'*Oxyaena*, qu'il propose d'appeler *Paroxyaena* afin de souligner les ressemblances avec la forme américaine.

Description

Filhol a donné de l'holotype une description succincte que le matériel inédit, découvert, permet de compléter. Parmi les autres spécimens rapportés à *P. galliae*, nous proposons d'ériger en paratype le museau PLV 564, conservé au Laboratoire d'Actuzoologie de l'Université catholique de Louvain, en raison de son excellent état de conservation.

Ce museau dont les nasaux et la face latérale gauche ont été fortement déformés au cours de la fossilisation, porte une série dentaire jugale gauche presque intacte ; à droite, subsistent uniquement P^4 et M^1.

L'ensemble frappe par sa brièveté et sa massivité. La largeur minimale du museau représente la moitié de la distance entre le bord alvéolaire incisif et le bord antérieur de l'orbite. La largeur la plus forte n'a pas été prise en considération, car le rapport calculé traduirait autant la saillie de la racine des canines que le raccourcissement du crâne facial.

Filhol avait noté la forte élévation du maxillaire, au voisinage de l'orbite, selon la disposition habituelle des Hyacnodontinae. La suture entre le maxillaire et le jugal n'est pas visible. Les deux os participent à la formation d'une côte faciale plus saillante que celle de *Pterodon dasyuroides*, et soulignée par une dépression longitudinale, sous-jacente, sur la racine maxillaire de l'arcade zygomatique.

La suture maxillo-lacrymale est peu concave ; une petite partie du lacrymal, en contact avec le frontal, est conservée mais son extension sur la face ne peut pas être appréciée à cause de la compression dorso-ventrale de l'orbite qui a provoqué la disparition de la majeure partie de l'os. Un court contact nasal-frontal devait exister.

Le contour du bord supérieur du maxillaire coïncide assez bien avec la suture naso-maxillaire telle qu'elle est conservée chez l'holotype. Entre les deux os, s'introduit l'apophyse nasale du prémaxillaire, jusqu'à mi-longueur de l'alvéole de la canine, en avant de laquelle court la suture prémaxillo-maxillaire, subverticale. Le bord arrondi de l'ouverture nasale est peu incliné, malgré un prémaxillaire proéminent, creusé d'une large gouttière pour la canine inférieure.

Un faible espace (28 mm env.) sépare le bord orbitaire du foramen infraorbitaire de grande dimension. De forme ovalaire à grand axe vertical, il s'ouvre à 14 mm au-dessus de l'espace interdentaire séparant P^3 de P^4 ; il est donc proche du bord alvéolaire. Sa lèvre externe se prolonge en haut, en un rebord arrondi, et en bas, par une crête aiguë entourant une dépression circulaire, profonde, dont le fond est accidenté sur les deux tiers de sa hauteur, d'un tubercule allongé (pl. XV, fig. 3).

Sur le spécimen de Munich, les reliefs sont moins accusés, sans doute à cause de son jeune âge. Cette fossette située au débouché du canal infraorbitaire, empruntè par des vaisseaux sanguins et des nerfs — dont le rameau maxillaire du trijumeau — se rendant au système dentaire et à la face, peut avoir logé soit une glande, soit des insertions musculaires.

Source : MNHN, Paris

L'éventualité d'une formation glandulaire trouve peu d'arguments favorables. Les glandes salivaires occupent chez les Carnivores actuels une toute autre situation et on peut penser qu'il en fut de même chez les Créodontes. Il n'y a aucune communication avec le canal lacrymal, on ne peut donc pas rapprocher cette fosse du « larmier » des Cervidés, ni de la fosse maxillaire à signification énigmatique de l'Artiodactyle, *Dacrytherium*.

L'impression des reliefs autour de cette dépression suggère plutôt une interprétation en rapport avec la musculature dont les faisceaux, s'insérant sur cette région de la face, appartiennent soit à la musculature masticatrice, soit à la peaucière. De tous les muscles masticateurs, le *maxillo-mandibularis* est le seul qui ait une insertion crânienne aussi rostrale. Chez les Rongeurs, ce muscle emprunte le canal infraorbitaire et vient s'insérer en avant de sa sortie. Chez les Fissipèdes actuels, où ce canal est toujours long, une telle insertion, même partielle, est incompatible avec la mécanique masticatrice et elle est reportée sur l'arcade zygomatique. Il est probable que la disposition musculaire de *Parozyaena galliae* s'apparentait dans ses grandes lignes à celles des Fissipèdes. Par conséquent, aucune attache de faisceau masticateur ne devait précéder le débouché du canal infraorbitaire.

Restent les muscles peauciers ; parmi ceux-ci, les m. *dilatator nasi*, *levator anguli oris* (m. canin) et *buccinator* s'insèrent couramment sur le maxillaire, à proximité du trou infraorbitaire. Or, ces muscles participent à l'expression des mimiques traduisant la peur ou la colère ; leurs contractions, découvrant les dents, mobilisent les parois nasales et la lèvre supérieure, dans le but d'intimider l'adversaire avant de le menacer ou de le mordre.

Comme chez les autres Mammifères appartenant à des unités taxinomiques variées, où un approfondissement maxillaire a été signalé, la dépression de *Parozyaena galliae* n'a aucune signification systématique mais traduit une spécialisation particulière dont l'interprétation demeure conjecturale.

La face palatine a une forme caractéristique en « trou de serrure » : la région antérieure est tréflée, à cause de l'échancrure qui sépare les alvéoles des incisives de celui de la canine débordant largement de la série des dents jugales. En arrière, les deux rangées dentaires divergent, le changement d'orientation se faisant entre les deux premières prémolaires (pl. XV, fig. 2).

Entre les canines et le bord incisif, la voûte palatine est surcreusée, si bien que le foramen incisif débouche au fond d'une dépression ovalaire, à un niveau supérieur à celui des apophyses palatines du prémaxillaire et du maxillaire. L'espace entre M^1 et M^2 est à peine approfondi par une dépression mal délimitée où devait prendre place le sommet peu élancé et peu piquant de M_2 mais M^2 et M^3 sont séparées par une étroite fossette ovalaire et profonde, indiquant que le protoconide de M_3 haut et effilé était différent de celui de M_2.

Denture

Deux traits dominent à l'examen de la dentition (pl. XV, fig. 1 ; pl. XVI, fig. 2) : sa robustesse et l'isométrie des dents jugales.

La formule dentaire est 3I, 1C, 4P, 3M.

Incisives. — D'après les alvéoles, les trois incisives formaient une série croissante, dont le bord antérieur était perpendiculaire au plan sagittal du crâne. Les deux premières étaient à peu près de même taille, la troisième beaucoup plus forte.

Prémolaires. — Contigu à l'alvéole volumineux de la canine, se trouve celui, subcirculaire, de P^1, uniradiculée, de petite taille, pouvant donc être considérée comme en voie de disparition.

P^2 est, au contraire, forte. C'est une dent basse et trapue, biradiculée ; la racine postérieure est plus volumineuse que l'antérieure, en rapport avec une moitié postéro-linguale élargie. De l'éocône crochu se détachent une crista antérieure qui rejoint le cingulum lingual et une longue crista postérieure, véritable crête aiguë atteignant le métastyle bien individualisé sous forme d'un hémisphère situé en contrebas et souligné par le cingulum lingual.

P^3 est tout à fait caractéristique et différente de celle de *Pterodon dasyuroides*. L'éocône constitue l'élément prépondérant, précédé et suivi de crista comme sur P^2. Le bourrelet cingulaire est plus apparent, formant un véritable rebord dans les angles antéro-lingual et postéro-vestibulaire.

Source : MNHN, Paris

Le métastyle est en forme de cône un peu comprimé, séparé de l'éocône. P^3 est surtout remarquable par la présence d'un protocône moins haut que le métastyle et situé en regard de la moitié distale de l'éocône.

P^4 est à l'image de P^3. Le protocône a migré vers la face antérieure, conférant à la dent un contour isocèle ; il fait face à l'éocône à la base duquel il est uni par une crête. Le métastyle comprimé vestibulo-lingualement a perdu sa forme arrondie pour constituer un court tranchant.

Molaires. — Les deux premières molaires, très semblables morphologiquement, diffèrent par la taille, la seconde surpassant la première (fig. G10, G11).

Comme chez *P. dasyuroides*, paracône et métacône de même hauteur sont jumelés mais ici, il n'y a aucune trace de la fusion des cuspides sur la face linguale fortement convexe, ni sur la face vestibulaire, excepté dans le tiers inférieur où un sillon sépare les deux apex divergents. Le métacône, faiblement comprimé vestibulo-lingualement, est la plus forte des deux cuspides comme chez *P. dasyuroides*.

Le métastyle est épais, à face vestibulaire plus inclinée que chez *Pterodon*. Il forme, avec le pseudamphicône, un angle de l'ordre de 130° à M^1, 125° à M^2 (tabl. 5).

Le cingulum, large, est parfois continu, parfois granuleux ; il passe sans interruption de la face antérieure où il forme un véritable rebord à partir du protocône, à la face vestibulaire, il s'atténue sur la face linguale du métastyle. Aucune crista ne le relie au paracône et il n'y a pas de parastyle.

La face antérieure faisant un angle de 90° avec la face vestibulaire, le protocône est situé en regard du paracône. C'est une cuspide conique, basse, égale à la moitié de celle de P^4 ; elle est reliée par une préprotocrista et postprotocrista aux conules plaqués contre la base du pseudamphicône. Le paraconule a son bras postérieur réduit, le métaconule est petit mais net.

En somme, les molaires de *Paroxyaena galliae* se distinguent aisément de celles de *P. dasyuroides*. Leur morphologie caractéristique permet l'identification certaine de plusieurs dents isolées décrites par les anciens auteurs : QuC 814, QuC 836, QuC 855, déterminées par Martin (1906) comme étant des molaires de lait de *Pterodon* et Q 12, rapportée à une forme primitive ; il faut y ajouter la molaire supérieure droite que Rütimeyer (1891, pl. VII, fig. 16) attribuait à la dentition de lait et celle figurée pas Schlosser (1887, pl. V, fig. 3-4), comme appartenant à *Pterodon biincisivus*.

M^3 de *Paroxyaena galliae* est une dent courte et large. Bien que sa moitié linguale soit brisée, elle devait posséder un protocône aussi saillant que celui de M^2. Le paracône et le métacône sont fusionnés en une cuspide unique de même taille que le parastyle ; à leur base, les deux conules sont bien différenciés ainsi que les crista qui rejoignent les cingulums antérieur et postérieur.

Affinités

A la suite de l'erreur de détermination de Filhol, *Paroxyaena galliae* était traditionnellement considérée comme un Oxyaenidé, c'est-à-dire un Créodonte dont le couple de molaires M^1/M_2 s'est différencié en carnassière. Denison (1938), Piveteau (1961) et Van Valen (1965) reconnaissent que la position systématique de *Paroxyaena* est mal établie mais ils la placent, bien qu'avec hésitation, parmi les Palaeonictinae. La distinction générique apportée par Martin ne reposant sur aucun caractère diagnostique nouveau, ne pouvait provoquer aucune modification.

Toute ambiguïté se trouve maintenant dissipée car la formule dentaire et la spécialisation de M^2 en carnassière font de ce genre un hyaenodontiné indiscutable. D'ailleurs, il paraît peu probable que des Oxyaenidae soient encore présents dans les phosphorites du Quercy. Les seules traces de leur éventuelle présence en Europe remontent à l'Éocène inférieur : à Dormaal selon Teilhard de Chardin (1927), et dans le Bassin de Paris selon Rich (1972). L'état fragmentaire des pièces venant de ces gisements laisse planer un doute sur leurs affinités.

Parmi les Hyaenodontinae; *Paroxyaena galliae* occupe une place particulière. Il s'écarte franchement des rameaux *Hyaenodon*, *Metapterodon*, *Leakitherium*, beaucoup plus engagés dans la réalisation d'une dentition coupante. Avec les autres Hyaenodontinae (*Pterodon*, *Parapterodon*, *Apterodon*, ...)

Source : MNHN, Paris

à dentition broyeuse dominante, il contracte des liens assez lâches, justifiant sa distinction générique. Plus primitive que *Pterodon*, par sa formule dentaire complète, ses prémolaires complexes, le cachet proviverriné de ses molaires, *P. galliae* s'est engagée dans une voie évolutive distincte marquée par l'absence de parastyle, la fusion basale du paracône et du métacône, la petitesse de P^1 allant de pair avec la brièveté du museau. A ces caractères dentaires, il faut ajouter la spécialisation que constitue la dépression du maxillaire.

Dans l'état actuel des connaissances, *Paroxyaena galliae* paraît s'enraciner dans les Proviverrinae, indépendamment des autres Hyaenodontinae. Sa présence est établie à Fons 3, à partir d'un fragment de maxillaire gauche portant M^1, M^2 et M^3, en assez mauvais état. La M^3 a un diamètre vestibulo-lingual nettement supérieur à celui des deux autres molaires, avec un protocône bien individualisé. C'est aussi à *P. galliæ* que doit être rapportée la molaire supérieure, type de *Pterodon magnum* Rütimeyer, provenant d'Egerkingen. Comme la moitié linguale manque, on ne peut pas assurer qu'il s'agit de l'espèce quercynoise. D'après la taille, plus forte que celle de *P. galliae*, et la persistance du cingulum lingual sur le métastyle, c'est peu probable.

Il est possible que le rameau de *P. galliae* se soit prolongé au-delà des dépôts des Phosphorites du Quercy dans le Miocène africain avec *Megistotherium osteothlastes* Savage. Il y a entre eux de fortes ressemblances : dans la forme trilobée de l'arcade dentaire, la saillie des puissantes canines et la morphologie des dents jugales. L'évolution se ferait dans le sens d'une réduction du nombre des incisives, déjà amorcée chez *Paroxyaena* avec deux incisives médianes petites et isométriques et réduction des deux prémolaires antérieures.

Cependant, *Paroxyaena galliae* et *Megistotherium osteothlastes* sont encore insuffisamment connus pour pouvoir suggérer une étroite et proche filiation entre eux, d'autant qu'aucun document ne jalonne les étapes les séparant.

GENRE *PARAPTERODON* gen. nov.

Espèce-type. — *Parapterodon lostangensis* sp. nov.

Diagnose. — Hyaenodontinae à quatre prémolaires et deux molaires ; P^1 uniradiculée vestigiale ; prémolaires suivantes épaisses ; molaires à pseudamphicône robuste, portant à sa base le protocône conique et à parastyle volumineux. Carnassière de grande taille.

Répartition stratigraphique. — Celle de l'unique espèce.

Distribution géographique. — Celle de l'espèce-type.

PARAPTERODON LOSTANGENSIS gen. et sp. nov.

Type. — Maxillaire supérieur droit provenant des phosphorites du Quercy *s.l.* Collection Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université P. et M. Curie, Paris.

Autre matériel. — M^2 droite incomplète provenant de Lostange (Lot).

La dénomination générique est destinée à rappeler les fortes ressemblances avec *Pterodon* ; quant à l'espèce, elle tire son nom du gisement de Lostange (Lot) où a été recueillie en 1973 la moitié d'une molaire supérieure (M^2) ; dans ce gisement elle était associée à *Adapis* sp., *Anoplotherium laurillardi*, *Plagiolophus* sp., *Cynadictis compressidens*, *Peratherium laurillardi*, Tortue, Crocodile, ...

Niveau présumé. — Ludien supérieur.

Distribution géographique. — Phosphorites du Quercy.

Diagnose. — Celle du genre.

Source : MNHN, Paris

Description

Le maxillaire n'offre aucune particularité (pl. XVI, fig. 1a et b). Bien que brisé au niveau de l'alvéole de la canine et au départ de la racine de l'arcade zygomatique, c'est un os plus long que haut, mais dont les proportions dénotent cependant un animal à museau peu allongé, ce que confirme la rangée dentaire où les dents sont juxtaposées sans diastème. Le foramen infraorbitaire, en forme de fente, s'ouvre dans l'espace au-dessus de P^3 et P^4. Dans sa partie rostrale, le palais devait être assez étroit, comme chez *Pterodon*. Une petite fossette ovalaire est creusée en arrière de M^2 ; sa position extrême suggère que la dernière molaire inférieure était assez courte.

Denture

La formule dentaire supérieure est : ?, 1C, 4P, 2M.

Le bord alvéolaire est galbé entre P^2 et P^3 mais ne présente aucune inflexion brusque.

Prémolaires. — En arrière de l'alvéole de la canine, se trouve l'alvéole de P^1 unique, subcirculaire, décalé vers le plan sagittal. Cette dent devait être littéralement coincée entre la base de la canine et la deuxième prémolaire contiguë. De cette dernière ne sont conservées que les deux racines et la partie postéro-linguale de la couronne, apparemment élargie et portant un épais cingulum.

P^3 est une dent robuste et basse. L'éocône robuste est tronqué par une facette d'usure ; sur son flanc postéro-lingual, il porte une forte proéminence qui ne forme pas une cuspide autonome. La racine distale, très forte, résulte de la fusion de la racine interne et de la postérieure ; le métastyle est court, à peine plus élevé que le lobe protoconique. Il n'y a pas de cingulum : la paracrista épaisse rejoint dans l'angle antéro-lingual une vague boursoufflure de la base de la couronne qui en tient lieu.

P^4 est encore plus forte que P^3 (fig. G8, G9). Elle est triradiculée et les racines sont longues, au moins égales à la hauteur de la couronne.

Le paracône était précédé d'un parastyle abrasé ; sa base linguale s'orne d'un lobe protoconique plus développé que celui de P^3, mais toujours sans cuspide individualisée. Il est suivi d'un métastyle également court, cette fois nettement plus haut que le protocône.

Molaires. — Il n'y a que deux molaires, la troisième ayant totalement régressé. Leur morphologie (pl. XVI, fig. 1a et b) caricature par sa simplification celle de *Pterodon dasyuroides*. La réalisation du pseudamphicône est consommée : des costules séparées par un sillon sur les faces vestibulaire et linguale, plus apparentes sur M^1 que sur M^2 marquent cependant la dualité originelle de la cuspide.

Le protocône épais (fig. G10, G11) est situé à la fois en avant et contre le pseudamphicône ; sur M^1, il est littéralement greffé sur la base de la cuspide vestibulaire. Tout vestige de conule a disparu. Quant au cingulum, il est confiné à la région parastylaire très voluminceuse, lui conférant une forme triédrique. Le parastyle, en crête, prolonge la paracrista, seul élément effilé de la dent ; sa saillie dans l'angle vestibulo-antérieur est suivie d'une brusque inflexion de l'ectocingulum plus prononcée sur M^2 que sur M^1.

Le métastyle semble avoir été isolé de la métacrista par une profonde échancrure. Sa face vestibulaire est concave et son extrémité postérieure retroussée dépasse légèrement la hauteur du parastyle. L'angle Q (tab. 5 p. 72) est d'environ 113°, à M^2 et 139, à M^1.

L'observation des facettes d'abrasion des dents supérieures fournit, par déduction, quelques informations sur les caractéristiques principales des dents inférieures. Les marques d'usure, dues à l'occlusion dentaire répétée, s'observent aisément sur l'émail des sujets adultes à alimentation solide, offrant une résistance à la dilacération. Chez *Parapterodon*, les facettes sont orientées selon deux directions principales, approximativement perpendiculaires :

— les unes apicales déterminent des surfaces planes, tronquant le sommet des cuspides. Ce sont elles qui prédominent sur les prémolaires et abrasent, à un moindre degré, le pseudamphicône des molaires. À ce type, peut être aussi rapportée la dépression creusée entre protocône et pseudamphicône par percussion du talonide.

Source : MNHN, Paris

— les autres, en biseau subvertical, affectent la base linguale du pseudamphicône en arrière du protocône et la face linguale du métastyle. Elles résultent de l'action coupante du paraconide et du protoconide alignés l'un derrière l'autre.

La base antéro-linguale du protocône porte également des traces de frottement, pour lesquelles la reconstitution de l'articulé dentaire, au cours de l'occlusion centrée, suggère deux origines possibles. Dans le premier cas, la face antérieure du protocône entre en contact avec le métaconide élevé, non régressé. La molaire inférieure aurait possédé un trigonide de type primitif, guère compatible avec les caractères évolués, observés sur l'ensemble de la denture supérieure. Dans le second cas, le contact peut s'établir par l'intermédiaire du sommet et du bord postérieur du protoconide. Celui-ci n'était pas étiré en une lame comme chez *Hyaenodon*, ni même chez *Pterodon* ; il aurait été élancé, à base pyramidale, déjeté vers le talonide, le paraconide aurait été, au contraire, bas et allongé. Les deux cuspides n'étaient pas alignées comme chez *Hyaenodon* mais formaient entre elles un angle plus faible que celui de *Pterodon dasyuroides*.

Les aires parastylaires de P^4 et M^1 portent aussi des marques d'usure. Pour P^4, elles sont dues à l'action du paraconide antagoniste de M_1 au début de la fermeture des mâchoires. Il est plus difficile de donner une explication pour les traces portées par le parastyle de M^1 qui ne rencontre pas d'antagoniste sur sa face vestibulaire. L'abrasion peut éventuellement être mise sur le compte de la nourriture conservée dans la bouche pendant la mastication.

On peut donc déduire de l'usure dentaire, que *Parapterodon lostangensis* mettait en œuvre deux mécanismes masticatoires : l'un propre aux prémolaires, provoquait une action perforante par percussion, lors de la morsure, l'autre coupante, complémentaire et caractéristique des molaires.

Affinités

Par sa formule dentaire et son pseudamphicône, *Parapterodon lostangensis* suggère un rapprochement avec *Hyaenodon*, bien que sa région parastylaire saillante, la puissance du protocône, la valeur de l'angle Q l'en écartent. En réalité, ses affinités doivent être recherchées plutôt du côté de *Pterodon*. Le passage d'une forme à l'autre est aisé à concevoir morphologiquement, *Parapterodon* amplifiant certains caractères ébauchés chez *Pterodon*, comme la régression de M^3, la formation du pseudamphicône, la disparition des conules et du cingulum, pour les molaires. Pour les prémolaires, il n'y a pas d'incompatibilité avec *Pterodon dasyuroides* puisque, sur certains spécimens, la troisième prémolaire montre une tendance à la dilatation vestibulo-linguale de la moitié postérieure.

L'intérêt de *Parapterodon* dépasse le cadre des Créodontes quercynois car il pourait bien représenter un jalon vers la réalisation d'un genre miocène, *Hyainailouros*. Pendant longtemps *Hyainailouros* fut considéré comme un Carnivore fissipède *incertae sedis*. Actuellement, à la suite des travaux de Beaumont (1970), Savage (1965), Van et Valen (1965), il est placé parmi les Créodontes Hyaenodontinae. Cependant *Parapterodon lostangensis* n'est pas dans l'ascendance directe de *Hyaenailouros* mais un rameau latéral, étant donné le développement excessif de la région parastylaire. Tant que *Hyainailouros* ne sera pas connu de façon plus complète, en particulier par des rangées dentaires complètes, il sera difficile de préciser ses liens phylétiques avec les autres Hyaenodontinae.

., GENRE *SCHIZOPHAGUS*

Espèce-type. — *Schizophagus dilatatus* Lange-Badré, 1975.

Type. — Mandibule gauche, conservée au British Museum (natural History), sous le numéro M 2359, sans autre indication que Caylus (Lot) (pl. XV, fig. 2).

Autre matériel. — Fragment de mandibule droite, conservée au Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine de l'Université P. et M. Curie,

Source : MNHN, Paris

Mandibule droite portant P_4 et les trois molaires (Qu 8735) conservée au M.N.H.N.,
P_4 gauche (QuB 662) du Muséum d'Histoire naturelle de Bâle.
P_4 figurée par Schlosser (1887, pl. IV, fig. 61).

Synonymie. — pro parte *Pterodon dasyuroides* Bl. *in* Martin, 1906.

Niveau. — Inconnu.

Derivatio nominis. — Le nom de genre est formé à partir de deux racines grecques ὀκθζακ (je brise) et ραγεω (je mange).

Le nom spécifique met l'accent sur une particularité des prémolaires, la dilatation de leur moitié postérieure en un talon broyeur.

Diagnose. — Celle du genre.

Description

Denture

Nous avons fait connaître ce genre et cette espèce lors du colloque C.N.R.S. : Paléontologie et Évolution, en juin 1973. Du matériel nouveau étant venu enrichir leur connaissance, nous reprendrons la diagnose que nous avions donnée, en la complétant.

La formule dentaire inférieure ?, 1C, 3P, 3M, avait présenté quelques difficultés à établir, en raison de la détérioration de la rangée dentaire du type qui comporte l'emplacement de six dents en arrière de la racine de la canine : deux alvéoles vides, quatre dents plus ou moins bien conservées et deux racines. Deux interprétations étaient alors possibles :

— quatre prémolaires et deux molaires,
— ou bien trois prémolaires et trois molaires.

Or, suivant l'interprétation choisie, la position systématique changeait radicalement. Dans le premier cas, il s'agissait d'un Oxyaenidae, dans le second, d'un Hyaenodontidae.

La mandibule Qu 8735 lève toute ambiguïté (pl. XVI, fig. 3). La quatrième dent en arrière de la canine, de plus faibles dimensions que celles qui l'encadrent (fig. G13 à 17), est effectivement la première molaire comme nous l'avions suggéré d'après sa surface occlusale, où s'observe la section de deux cornes pulpaires se rendant vraisemblablement au paraconide et au protoconide. C'était avec leur nombre, la seule indication relative aux molaires. A présent, ces dernières sont connues et à première vue, ressemblent beaucoup à celles de *Pterodon dasyuroides*. Ainsi, elles ne possèdent plus de métaconide. Mais le paraconide est plus court par rapport au protoconide que celui de *P. dasyuroides* et son orientation est différente : il a effectué une rotation linguo-vestibulaire importante. La face linguale du protoconide n'est pas en retrait de celle du paraconide ; au contraire, elles s'alignent l'une sur l'autre et se soudent en partie. Par conséquent, la préfosside, bien que plus largement ouverte que celle de *P. dasyuroides*, n'atteint pas la base de la couronne. La largeur maximale de la dent se situe à la limite du trigonide et du talonide alors que chez *P. dasyuroides*, elle se place entre paraconide et protoconide.

Le talonide des deux premières molaires est large ; l'hypoconide occupe une position vestibulaire et non moyenne ; un sillon le sépare de l'hypoconulide mal individualisé ; l'entoconide est présent sous la forme d'une courte crête qui s'interrompt et ne rejoint pas la base du protoconide. Le talonide de M_3 est plus court ; il ne porte pas de rebord cingulaire comme chez *P. dasyuroides*, mais le sillon entre l'hypoconide et l'hypoconulide est encore visible.

Des trois prémolaires déjà étudiées antérieurement, nous rappelons les principaux caractères. Elles sont robustes, épaisses, peu élevées et morphologiquement très semblables. Elles sont formées d'un cône principal suivi d'un talonide élargi, saillant sur la face vestibulaire et portant un hypoconide conique, prolongé par une crête transversale à l'emplacement de l'hypoconulide et de l'entoconide. Le cingulum, très développé, boursoufle toute la base de la couronne et contribue à donner, en vue occlusale, un contour trapézoïdal caractéristique qui s'accentue de P_2 à P_4. Le talonide de P_4 est

Source : MNHN, Paris

proportionnellement plus long et plus haut par rapport au diamètre antéro-postérieur que celui de *P. dasyuroides*. Quant à son parastylide, c'est une crête antéro-linguale, perpendiculaire à l'arête antérieure de l'éoconide.

La perte de la première prémolaire inférieure n'est pas caractéristique du genre *Schizophagus*, puisqu'elle s'observe également chez *P. dasyuroides*. Elle est probablement en rapport avec la brièveté du museau.

L'association de prémolaires broyeuses et de molaires coupantes se trouve réalisée dans la nature actuelle, chez les Hyènes ; la comparaison entre les deux genres peut être poussée plus loin, jusque dans l'orientation similaire des facettes d'abrasion, en biseau pour les molaires, en troncature pour les prémolaires.

Mandibule

Le dentaire est un os épais, plus élevé (hauteur moyenne entre P_4-M_1 : 38,5 mm) que celui de *Pterodon dasyuroides* (h. m. : 30,3). La symphyse se termine entre P_3 et P_4 ; à son raccord avec le bord inférieur de la branche horizontale, elle forme un ressaut, sans doute en rapport avec un muscle digastrique puissant associé à des prolongements tendineux des muscles génioglosse et génio-hyoïdien.

La fosse massétérine est profonde, bordée d'une crête supérieure mince et moins inclinée en arrière que celle de *Pterodon dasyuroides*. Le bord antérieur de l'apophyse coronoïde est creusé à sa base d'une dépression ovalaire qui existe chez la plupart des Proviverrinés.

A la limite de la *pars mandibularis* et de la *pars alveolaris* qui est perforée de multiples foramens vasculaires, s'ouvre, sous la racine postérieure de P_3, un large foramen mentonnier ; deux plus petits débouchent sous P_2. Leur position, conjointement avec l'extension de la symphyse, corroborent les arguments en faveur du rattachement de ce genre aux Hyaenodontinae.

Tableau 6. — Diamètres antéro-postérieur et vestibulo-lingual des dents inférieures (en mm)

	P2	P3	P4	M1	M2	M3
M 2359		15,4/10	17,2/11,1	13,2/?	17,4/?	18,3/?
Univ. P. et M. Curie	13/7	14,5/10,3	19,1/11,7			
QuB 662			20/12			
Schlosser			22/11			
Qu 8735			17/11,1	14,7/9,2	18,2/11,3	19,8/11,8

Affinités

Comme *Parapterodon lostangensis*, *Schizophagus dilatatus* associe à la fois des caractères de *Pterodon* et de *Hyaenodon*.

Nous avons été tentée de rapprocher la mandibule de *S. dilatatus* du maxillaire de *Parapterodon lostangensis* car elle possède les caractères que l'on est en droit d'attendre pour la mandibule de ce dernier : puissance des dents précarnassières, réduction de M_3, disparition de P_1, alignement du paraconide et du protoconide. Toutefois, nous ne prendrons pas le risque de les associer, étant donné les nombreuses lacunes qui subsistent dans la connaissance de ces deux genres. Ultérieurement, il est possible que la distinction soit remise en cause et ne s'impose pas.

Source : MNHN, Paris

GENRE *HYAENODON* Laizer & Parieu, 1838

Espèce-type. — *Hyaenodon leptorhynchus* Laizer & Parieu, 1838.

Synonymie. — *Taxotherium* Blainville 1841.
pro parte *Pterodon* Pomel 1846.
Eutemnodus Bravard 1858.
Pseudopterodon Schlosser 1887.
Neohyaenodon Thorpe 1922.

Diagnose. — Hyaenodontinae de formule dentaire 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/3 M ; série dentaire présentant un fort dimorphisme sexuel ; alvéole de I_2 repoussée derrière celles de I_1 et de I_3. Molaires supérieures à pseudamphicône formant avec le métastyle un angle de 160° ; M_2 à cingulum vestigial, vestibulaire, formant butée, et dont la longueur du paraconide représente 50 à 60 % de celle du protoconide. Crâne à région otique courte et forte constriction postorbitaire ; long canal naso-palatin avec ou sans fusion des ptérygoïdes ; absence de canal de l'alisphénoïde ; symphyse s'étendant jusqu'à P_3 ; usure dentaire accompagnée de rotation vestibulo-linguale de 5° environ et d'extrusion partielle.

Remarque. — Cette diagnose générique, élaborée à partir de l'étude des espèces européennes, s'appuie, comme toutes les diagnoses qui l'ont précédée, sur les caractères d'une fraction du matériel rapporté à ce genre très répandu au Paléogène, dans l'hémisphère boréal. Elle ne tient pas compte des formes asiatiques assez mal connues mais elle a été confrontée à la révision des nord-américaines faite récemment par Mellett.

Certains critères des diagnoses antérieures ont été éliminés ; par exemple, la série croissante des prémolaires, mentionnée par Martin, dont la généralisation est inexacte, certaines espèces ayant P_3 plus longue que P_4 ; la hauteur des prémolaires, proposée par Schlosser parce que d'un emploi limité et difficile, et la tendance à la réduction du talonide des deux premières molaires, citée par Savage (1965), que nous n'avons pas pu confirmer.

A propos des caractères du squelette postcrânien parfois invoqués dans les diagnoses, nous apporterons les précisions suivantes concernant certaines différences signalées entre les espèces américaines et européennes.

Gaudry attribue à *Hyaenodon* un axis (1878, fig. 9) provenant des phosphorites du Quercy, à propos de la détermination générique duquel Scott (1886) a émis des réserves. La comparaison que nous avons pu faire, en première approximation, avec un axis de *H. horridus* (FAM 75692) confirme l'exactitude des vues de Scott.

Une autre différence « classiquement » citée entre *Hyaenodon* américains et européens concerne la structure du carpe ; chez les premiers, le scaphoïde et le semi-lunaire sont distincts et accompagnés d'un central ; chez les seconds, d'après Cope (1884b), les deux premiers carpiens seraient coossifiés en un scapholunaire, d'après la disposition d'une extrémité de patte antérieure de *H. requieni* recueillie à La Débruge. Ainsi, le carpe des formes européennes aurait atteint un stade structural plus évolué que celui des américaines. En fait, deux remarques s'imposent. A La Débruge, *Hyaenodon* coexistait avec un autre Hyaenodontinae de taille voisine, *Pterodon dasyuroides*, dont le carpe n'est pas connu. N'y aurait-il pas eu une confusion dans la détermination du carpe de *H. requieni* ? D'autre part, la fusion du scaphoïde et du semi-lunaire a probablement une signification adaptative de consolidation du carpe et d'ajustage d'un zeugopode étroit à un autopode large ; réalisée chez les Monotrèmes, certains Marsupiaux, les Rongeurs, des Insectivores, des Chiroptères et les Fissipèdes, elle n'a guère de valeur systématique. L'examen de la surface articulaire du radius n'apporte pas d'argument en faveur de la fusion ou de la juxtaposition des deux carpiens. Scott (1894, p. 515) décrit la surface articulaire du radius de *H. cruentus* comme une simple concavité, sans trace de division en facettes. Nous avons pu faire la même observation sur le radius de *H. dubius*. Il semble que l'organisation de la première rangée du carpe

Source : MNHN, Paris

ne peut pas être déduite de celle de l'extrémité distale du radius. L'absence apparente de corrélations étroites entre les deux surfaces articulaires incite à observer une grande prudence vis-à-vis des interprétations proposées.

Des différences entre la structure crânienne des espèces d'Europe et celles d'Amérique du Nord ont également été signalées. Plusieurs incertitudes peuvent être dissipées, les espèces des deux continents possèdent un arrière-crâne court, une même disposition des foramens basicrâniens et *manquent de canal de l'alisphénoïde*. Elles ont également en commun la symphyse mandibulaire s'étendant jusqu'à P_3, la position basse du condyle et une apophyse coronoïde large et peu élevée. Elles partagent la même structure du conduit naso-pharyngé, avec ou sans fusion des ptérygoïdes, et la même position de la constriction postorbitaire par rapport à la suture fronto-pariétale. L'organisation crânienne est en tout point identique ; seules diffèrent les dentitions sur lesquelles a porté la spéciation.

Historique. — L'histoire du genre *Hyaenodon* est relatée par Martin (1906) avec beaucoup d'exactitude, sauf en ce qui concerne les interventions de Pomel et de Pictet. Rappelons-en les grandes lignes.

Les premiers restes attribuables à ce genre sont figurés par Cuvier en 1825, dans ses « Recherches sur les ossemens fossiles » (3e édit, pl. LXIX, fig. 2, 3 et 4). Il les désigne comme ayant appartenu à un « animal voisin des Coatis et des Ratons » et ne leur confère pas de nom générique particulier. Parmi ces ossements figurent un fragment de mandibule gauche, une mandibule avec sa denture de lait et divers os des membres, dont l'extrémité distale d'une patte antérieure, provenant du gypse de Paris. Tous ces spécimens sont actuellement conservés au M.N.H.N., à Paris.

En 1838, Laizer & Parieu font connaître, sous le nom de *Hyaenodon leptorhynchus*, une mandibule presque complète recueillie à Cournon. Le rapprochement avec les pièces décrites par Cuvier n'est ni immédiat, ni incontesté; suggéré par Dujardin (1840) lors de sa découverte du *Hyaenodon* de Rabastens (Tarn-et-Garonne), il est rejeté par Blainville pour lequel il s'agissait de genres distincts :

— l'un, fondé sur certaines pièces de Cuvier (1825, pl. LXIX, fig. 2, 3 et 4) auxquelles von Meyer, selon Blainville (1841, p. 72) aurait donné le nom de *Nasua parisiensis*, reçoit le nom de *Taxotherium parisiense.*

— l'autre, *Hyaenodon*, repose sur les matériels décrits à la fois par Laizer & Parieu et par Dujardin, et appartenant à deux espèces : *H. leptorhynchus* L. & P. et *H. brachyrhynchus* Bl.

Pomel (1846) rejette l'interprétation de Blainville et considère qu'il n'y a qu'un seul genre, *Pterodon*, et quatre espèces (*P. parisiensis*, *P. cuvieri*, *P. leptorhynchus*, *P. brachyrhynchus*) apparentées aux Didelphes. Il devait quelques années plus tard revenir sur son opinion et accepter la distinction *Pterodon* — *Hyaenodon*, probablement sous l'influence de Bravard qui dénomme ce dernier genre, *Eutemnodus* (1858). Cependant, dès 1853, Pomel admet *Hyaenodon* pour lequel il reconnaît six espèces : *H. leptorhynchus*, *H. brachyrhynchus*, *H. minor*, *H. requieni*, *H. laurillardi*, *H. parisiensis* (au sens de Laurillard).

Pictet, dans son Traité de Paléontologie (1853), adopte le rapprochement *Taxotherium* — *Hyaenodon* — *Pterodon* de Pomel, mais préfère le nom de *Hyaenodon*, comme étant plus « conforme aux principes de la nomenclature ».

La distinction générique et la position systématique parmi les Placentaires de *Hyaenodon* et de *Pterodon* sont définitivement et fermement établies par Gervais (1848-1852) grâce au matériel plus complet provenant de La Débruge (Vaucluse) et d'Euzet-les-Bains (Gard).

Depuis un siècle, les contemporains et les successeurs de Gervais ont considérablement enrichi la connaissance du genre, en accroissant à profusion le nombre des espèces. Filhol, en s'attachant à faire connaître la faune des phosphorites du Quercy, fournit la plus forte contribution tandis que Schlosser étudie essentiellement les aspects anatomiques. Le premier travail de synthèse est dû à Martin (1906) encore que son but soit modeste. Ses essais de phylogénie seront repris en partie, complétés et commentés par Ch. Dépéret (1917) dans sa Monographie de la faune du Ludien supérieur d'Euzet-les-Bains (Gard). Mais ces deux auteurs ne donnent pas de diagnoses précises et leurs successeurs, confrontés au problème de détermination, créent, au hasard des découvertes, des espèces nouvelles ou mentionnent, sans description complémentaire, la présence du genre dans divers gisements.

Source : MNHN, Paris

* * *

Jusqu'à présent, le genre *Hyaenodon* comprenait 37 espèces dont 21 européennes, 9 nord-américaines, 3 asiatiques et 4 africaines, ces dernières regroupées dans le sous-genre *Isohyaenodon* Savage (1965). La plupart ne sont connues que par un petit nombre de spécimens, voire uniquement par l'holotype.

Espèce-type. — *Hyaenodon leptorhynchus* Laizer & Parieu, 1838.

Autres espèces.

Europe

H. brachyrhynchus Dujardin, 1840.
H. requieni Gervais, 1846.
H. minor Gervais, 1848-52.
H. laurillardi Pomel, 1853.
H. exiguus Gervais, 1873.
H. vulpinus Gervais, 1873.
H. cayluxi Filhol, 1876.
H. compressus Filhol, 1876.
H. dubius Filhol, 1876.
H. heberti Filhol, 1876.
H. aymardi Filhol, 1881.
H. filholi Schlosser, 1887.
H. gervaisi Martin, 1906.
H. milloquensis Martin, 1906.
H. ambiguus Martin, 1906.
H. martini Depéret, 1917
H. nouleti Depéret, 1917.
H. schlosseri Depéret, 1917.
H. aimi Cooper, 1926.
H. bavaricus Dehm, 1935.

Amérique du Nord [1]

H. crucians Leidy, 1853.
H. cruentus Leidy, 1853.
H. horridus Leidy, 1853.
H. leptocephalus Scott, 1887.
H. mustelinus Scott, 1894.
H. paucidens Osborn & Wortman, 1894.
H. minutus Douglass, 1901.
H. montanus Douglass, 1901.
H. vetus Stock, 1933.

Asie

H. pervagus Matthew & Granger, 1924.
H. eminus Matthew & Granger, 1925.
H. yuanchensis Young, 1937.

Afrique

H. (Isohyaenodon) brachycephalus Osborn, 1909.
H. (Isohyaenodon) andrewsi Savage, 1965.
H. (Isohyaenodon) matthewi Savage, 1965.
H. (Isohyaenodon) pilgrimi Savage, 1965.

1. Les espèces américaines viennent de faire l'objet d'une révision par le Dr J. Mellett 1977.

Source : MNHN, Paris

Plusieurs de ces espèces sont ou illégitimes ou invalides : *H. aimi*, *H. ambiguus*, *H. aymardi*, *H. bavaricus*, *H. compressus*, *H. laurillardi*, *H. milloquensis*, *H. vulpinus*. Lors de publication antérieures (Lange-Badré 1972, 1975), nous en avons réfuté quelques-unes (*H. nouleti*, *H. schlosseri*). D'autres le seront au cours des pages suivantes. Une seule, *H. rossignoli*, est nouvelle.

Dans l'état actuel des connaissances, *Hyaenodon* est un genre cosmopolite dont la durée s'échelonne de l'Éocène supérieur au Miocène, et qui apparaît comme progressivement refoulé par la montée et la différenciation des Fissipèdes, des régions septentrionales vers l'Afrique orientale où il s'éteindra.

DESCRIPTION DU GENRE HYAENODON

Crâne

Très peu de crânes sont conservés intégralement. La plupart des espèces sont représentées par des mandibules et des maxillaires isolés ; dans un tiers des cas seulement (8 sur 21 espèces européennes) le crâne est connu.

Aux descriptions anciennes de *H. brachyrhynchus* et *H. dubius* par Filhol, de *H. requieni* par Depéret, il faut ajouter celles concernant *H. exiguus*, *H. filholi* et *H. minor*. De la confrontation de leurs études respectives se dégagent les principaux traits de l'architecture crânienne du genre *Hyaenodon*. Les variations observées (fig. 18) paraissent liées au développement du museau et se concentrent autour de deux types morphologiques fondamentaux, l'un brévirostre, l'autre longirostre, déjà définis par Schlosser (1887). Depéret (1917), reprenant cette distinction, l'avait complétée, en intercalant entre les deux groupes précédents un groupe à museau moyennement allongé, et avait conféré à chacun une valeur phylétique. La brévirostrie ou la longirostrie serait l'apanage d'un rameau phylétique donné et se manifesterait tout au long de son histoire. Nous aurons, à plusieurs reprises, l'occasion d'infirmer cette interprétation : une espèce brévirhynque peut être ancestrale à une longirhynque et inversement. Cette distinction nécessiterait d'être traduite par un indice dont le calcul se heurte malheureusement à des difficultés matérielles, tenant à la conservation imparfaite des fossiles. Il y a peu d'arguments permettant d'affirmer l'antériorité d'un morphotype sur l'autre. Actuellement, les *Hyaenodon* les plus anciens en Europe appartiennent à la zone d'Euzet-les-Bains (Fons 1) et à ce niveau, ils sont déjà plurispécifiques. Mais de fortes présomptions pèsent en faveur d'une forme à museau large et peu allongé, précédant celle à museau effilé où l'espace incisif est fortement réduit. La disposition des incisives inférieures avec I_2 refoulée est incontestablement issue d'une forme originellement à trois incisives juxtaposées et à région symphysaire large.

De la brièveté du museau sont corrélatifs le resserrement dentaire, l'angulation de la rangée dentaire. Son allongement est fonction de l'espacement dentaire par développement de diastèmes, plus que de l'augmentation de taille en valeur absolue des dents.

Généralités. — Quelle que soit l'espèce considérée, le crâne de *Hyaenodon* est de type orthocrânien. L'alignement du museau et de la cavité cérébrale confère à l'ensemble l'aspect d'un parallélépipède, dont la longueur équivaut à trois fois la hauteur moyenne.

Le profil sagittal est subhorizontal, de part et d'autre du point de jonction des crêtes supraorbitaires. Chez *H. brachyrhynchus*, il s'incurve à l'aplomb du méat auditif externe, puis s'élève à nouveau jusqu'au vertex.

L'ouverture nasale, cordiforme, est peu inclinée ; elle forme un angle de 60° environ avec la face palatine. Sa largeur maximale se situe au niveau de la suture prémaxillo-nasale. Quant à la face occipitale, son inclinaison est un peu plus forte (50° environ) que celles des narines externes.

Chez les espèces brévirostres (*H. minor*, *H. brachyrhynchus*, *H. requieni*), crâne facial (du bord incisif à l'apophyse postorbitaire) et crâne cérébral sont sensiblement de longueur égale. La prédominance du premier sur le second se manifeste chez les espèces à museau allongé, comme par exemple *H. dubius* et *H. exiguus*, mais de façon moins marquée que chez *P. daeyuroides*.

Aucun spécimen n'a conservé intégralement ses arcades zygomatiques. Ce qui en subsiste montre qu'elles étaient grêles, s'écartant peu du crâne, décrivant un parcours parallèle aux parois latérales de ce dernier.

Source : MNHN, Paris

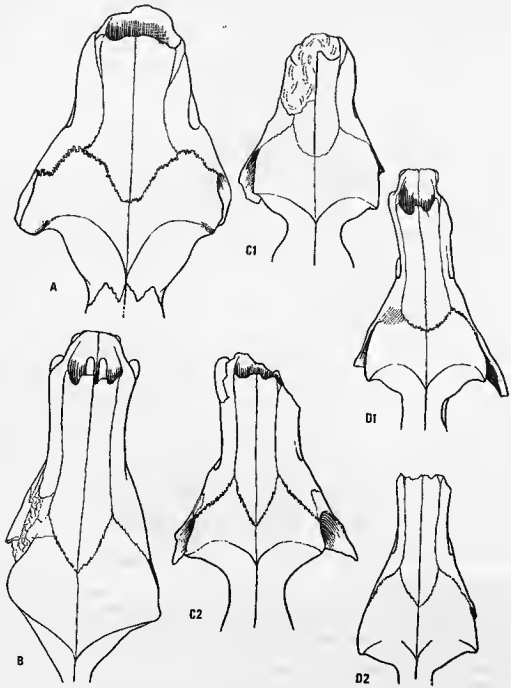


Fig. 18. — Variations dans le tracé de la suture fronto-nasale de quelques espèces de *Hyaenodon*. × 2/3.
A, *H. brachyrhychus* ; B, *H. dubius* ; C_{1-2}, *H. minor* ; D_{1-2}, *H. exiguus*.

Source : MNHN, Paris

Face dorsale. — La face dorsale est en forme de sablier, dont la largeur maximale se situe au niveau des apophyses postorbitaires des frontaux et déborde largement de part et d'autre de la cavité cérébrale piriforme. La constriction postorbitaire est fortement marquée ; chez *H. exiguus*, elle constitue un isthme de 15 mm environ reliant la face au crâne. A la différence des espèces américaines, le rétrécissement précède toujours la suture fronto-pariétale, d'une longueur variant de 2 à 10 mm. Par contre, la crête sagittale s'individualise soit en avant, comme chez *H. dubius*, *H. brachyrhynchus*, *H. exiguus*, *H. minor* et *H. requieni*, soit à son niveau, comme chez *H. filholi* et *H. rossignoli nov. sp.* Cette variation ne semble pas caractériser un stade juvénile, cependant le matériel insuffisant ne permet pas de choisir entre la signification spécifique et la variabilité individuelle.

Le museau est cylindroïde, forme que souligne la convexité transversale des nasaux. Au-dessus de l'ouverture nasale, une courte échancrure sépare l'épine prémaxillaire de la médio-nasale. En arrière, les deux nasaux s'engagent entre les frontaux, en décrivant un V au sommet plus ou moins arrondi. Le dessin de la suture fronto-nasale (fig. 18) n'est pas spécifique mais chez les jeunes individus et chez les plus anciens stratigraphiquement, les nasaux se terminent en une pointe aiguë qui fait défaut chez les plus âgés et les récents. Il s'agirait donc de la persistance d'un caractère ancestral chez les jeunes individus de l'Oligocène moyen. Chez *H. requieni* et *H. brachyrhynchus*, les nasaux s'élargissent au voisinage de la suture maxillo-frontale et émettent une courte apophyse. Cette disposition semble ne pas être l'apanage des espèces brévirostres car elle ne se retrouve ni chez *H. rossignoli*, ni chez *H. minor*, du moins dans les phosphorites du Quercy ; elle constitue très vraisemblablement la disposition primitive du museau du *Hyaenodon* et sa persistance a valeur de caractère plésiomorphe. La limite postérieure des nasaux au contact des frontaux se situe légèrement en retrait du bord antérieur de l'orbite, indépendamment de l'allongement du museau.

Les frontaux sont toujours fortement convexes en raison de la présence de sinus frontaux très spacieux, qui provoquent aussi un bombement du frontal en arrière de l'apophyse postorbitaire (pl. XVII fig. 5). Généralement, la pneumaticité accompagne un accroissement de l'ossification qui se manifeste par la présence de superstructures ou d'un épaississement osseux. Il est possible que le développement des sinus chez *Hyaenodon* soit en relation avec un renforcement de la paroi latérale du crâne, lui-même lié à une disposition particulière de l'appareil masticateur ; la racine maxillaire de l'arcade zygomatique porte la dernière molaire, M^2, qui remplit les fonctions de carnassière. Les fortes pressions mécaniques développées lors de l'adduction, par les muscles temporaux et masséters, sont transmises au pilier orbito-frontal qui serait renforcé par des travées osseuses d'épaissies séparées par des espaces pneumatiques allégeants. Des corrélations existent probablement aussi avec les muscles ptérygoïdiens particulièrement puissants et la rotation vestibulo-linguale des dents postcanines.

Par ailleurs, la convexité des frontaux, donc l'importance des sinus, pourrait s'accroître avec l'âge individuel : le bombement peu marqué chez un jeune *H. dubius* est très apparent chez un *H. exiguus* agé (PQ2).

Au contact du maxillaire, la suture fronto-nasale s'infléchit brusquement en arrière et dessine un W.

Les crêtes supraorbitaires sont dans l'ensemble peu proéminentes et mal délimitées. Elles s'individualisent dès l'extrémité des courtes apophyses postorbitaires en une fine côte décrivant un demi-cercle, sauf chez *H. filholi* et *H. rossignoli*. Chez les espèces de grande taille, comme *H. requieni*, *H. brachyrhynchus* et *H. dubius*, leur emplacement n'est pas bien défini, car leur trajet latéral est occupé par des rugosités émoussées.

Les frontaux ne participent pas à la formation de la cavité cérébrale, constituée uniquement par les pariétaux et les squamosaux. En arrière de la suture fronto-pariétale en position très antérieure, se détache très progressivement la crête sagittale, lame osseuse, haute et mince, rarement conservée dans son intégralité.

Face occipitale. — La forme de la face occipitale s'apparente à celle d'un fer de lance qui va en se rétrécissant fortement dès la jonction des crêtes temporale et lambdoïde (fig. 19 A et B).

Le foramen magnum, ovalaire, à grand axe horizontal, regarde franchement en direction caudale. Il est encadré par des condyles occipitaux en forme d'olive, inclinés à 50° sur le plan de base du crâne

Source : MNHN, Paris

et dont les surfaces articulaires avec l'atlas sont développées, à la fois antéro-postérieurement et dorso-ventralement. Par rapport au reste de l'occiput, condyles, foramen magnum et supraoccipital dessinent une saillie, encadrée par de profondes fosses postmastoïdes creusées dans les exoccipitaux.

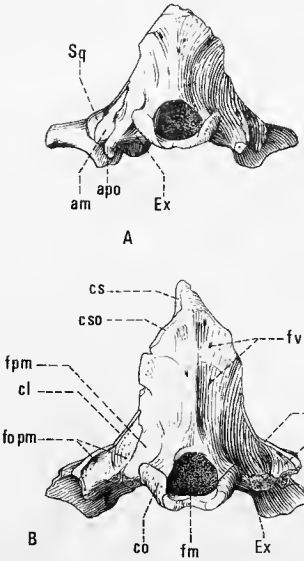


FIG. 19. — *Hyaenodon minor* (A) d'après Mo 6 et *Hyaenodon compressus* (B) d'après PQ 2. Face occipitale. Gr. nat.

a.m., apophyse mastoïde ; a.p.o., apophyse paroccipitale ; c.l., crête lambdoïde ; c.o., condyle occipital ; c.s., crête sagittale ; c.so., crête supraoccipitale ; Ex., Exoccipital ; f.m., foramen magnum ; f.pm., fosse postmastoïde ; fo.pm., foramen postmastoïde ; f.v., foramen vasculaire ; Sq., Squamosal.

Comme chez la plupart des Hyaenodontidae, l'exposition du processus mastoïde du pétreux est très limitée. Il ne participe pas à la formation de l'apophyse paroccipitale, ni à celle de la crête lambdoïde dont l'exclut le squamosal. Les foramens postmastoïdes, non identifiés par Matthew (1906), sont au nombre de deux, l'un dans la suture exoccipito-mastoïde, l'autre entre squamosal et mastoïde. Il n'y a pas à proprement parler d'apophyse mastoïde ; elle est réduite à une surface rugueuse, mammelonnée, étroitement accolée au processus post-tympanique du squamosal et passe insensiblement à l'apophyse paroccipitale. Cette dernière, subhorizontale, est courte, n'atteignant pas l'extrémité des

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

condyles occipitaux dont la sépare une étroite échancrure. Par son orientation, elle se trouve très écartée de la région otique.

Le crête supraoccipitale très haute surplombe tout le massif du foramen magnum ; sa surface est parcourue de fines ridules et de trois crêtes principales divergentes, une médiane et deux latérales, tandis que plusieurs orifices vasculaires la perforent. Crêtes et apophyses paroccipitales suggèrent une musculature cervicale bien développée, particulièrement m. *rectus capitis dorsalis* et m. *rectus capitis lateralis*, qui jouent un rôle prépondérant dans les mouvements de flexion et d'inclinaison latérale de la tête, mouvements que les observations déduites de l'usure dentaire et de l'organisation de la voûte palatine confirment avoir été importants.

Face latérale. — Les prémaxillaires courts se projettent peu au-delà de l'ouverture nasale ; leur processus maxillaire est réduit, atteignant le bord antérieur de la première prémolaire chez les espèces longirostres et celui de la deuxième, chez les brévirostres.

Sur le maxillaire, le foramen infraorbitaire occupe une position fixe au-dessus de l'espace interradiculaire de P^3, soit à un tiers de la distance séparant le bord antérieur de l'orbite de celui des narines externes. Chez les espèces brachyrhynques (*H. minor, brachyrhynchus, gervaisi*), le débouché du canal supramaxillaire se prolonge par une gouttière en direction du bord alvéolaire du maxillaire ; elle fait défaut chez les autres espèces. La dépression dans laquelle prenait place la pointe de la canine inférieure est mal délimitée. Le lacrymal s'étend peu sur la face ; il ne dépasse guère l'espace interdentaire séparant P^4 de M^1, sauf chez *H. filholi* où il atteint l'espace séparant les deux dernières prémolaires. Il y a donc un large contact maxillo-frontal. L'orbite petite, latérale, communique largement avec la fosse temporale. Elle occupe une position moyenne par rapport à la longueur totale du crâne, son bord antérieur étant au niveau de la racine postérieure de P^4. Très exceptionnellement s'observe un minuscule tubercule lacrymal. Le foramen lacrymal est intraorbitaire ; le palatin entre en contact avec le lacrymal et le frontal, séparant largement celui-ci du maxillaire. L'entrée du canal postpalatin et le foramen sphénopalatin sont de grand diamètres et généralement proches l'un de l'autre, sauf chez *H. exiguus*.

L'orbitosphénoïde est important, d'où une forme particulière de la *pars orbitalis* du frontal qui, resserrée entre lacrymal et orbitosphénoïde, s'épanouit en V au-dessus de ces deux os. La suture entre l'orbitosphénoïde et l'alisphénoïde est oblitérée ou masquée par la crête orbitaire supérieure très développée, qui abrite successivement d'avant en arrière, le foramen ethmoïdal, le foramen optique, la fente sphénoïdale et le trou rond. Il est à noter que l'allongement plus ou moins notable du museau a influencé la disposition de ces deux derniers foramens : chez *H. minor* et *H. brachyrhynchus*, ils sont rapprochés et superposés, une mince cloison osseuse horizontale les séparent. Chez les espèces longirostres, ils sont isolés par une paroi verticale dans une dépression commune. Il n'y a pas de canal de l'alisphénoïde, contrairement à ce qu'ont écrit Filhol (1883a) et Martin (1906) ; l'artère maxillaire interne ne traversait pas la paroi latérale du crâne. Chez *H. filholi*, l'alisphénoïde porte une aspérité en forme de crête qui, éventuellement, pourrait être interprétée comme la trace d'un soutien osseux.

L'alisphénoïde se présente comme une lame étroite, insérée obliquement entre orbitosphénoïde et pariétal et séparant le squamosal du frontal. Son contact avec le ptérygoïde n'a pas pu être observé.

L'arcade zygomatique, en position basse par rapport à la fosse orbito-temporale, était grêle et subhorizontale. Le jugal est dépourvu d'apophyse maxillaire et entre en contact avec le lacrymal.

Le genre est caractérisé par la brièveté de la région postsquamosale, qui représente environ 1/5e de la longueur totale du crâne. Clark (1937) a cru déceler des variations de la longueur de l'arrière-crâne par rapport à celle du palais, en fonction de l'âge individuel : grande chez le jeune, elle se « raccourcirait » chez l'adulte.

Le méat auditif externe en fer à cheval est surplombé par la crête temporale du squamosal. L'expansion mastoïde du pétreux est peu visible sur la face latérale ; l'extrémité de l'apophyse paroccipitale masque partiellement le condyle tandis que la crête supraoccipitale forme un auvent au-dessus du foramen magnum.

Face palatine. — L'étirement du museau influe sur la forme générale du palais : équilatéral chez les espèces brévirostres, isocèle chez les longirostres (fig. 20 A et B). Il est fortement concave, surplombé par la région alvéolaire. A mi-longueur, au niveau de la racine linguale de P^4, la suture

Source : MNHN, Paris

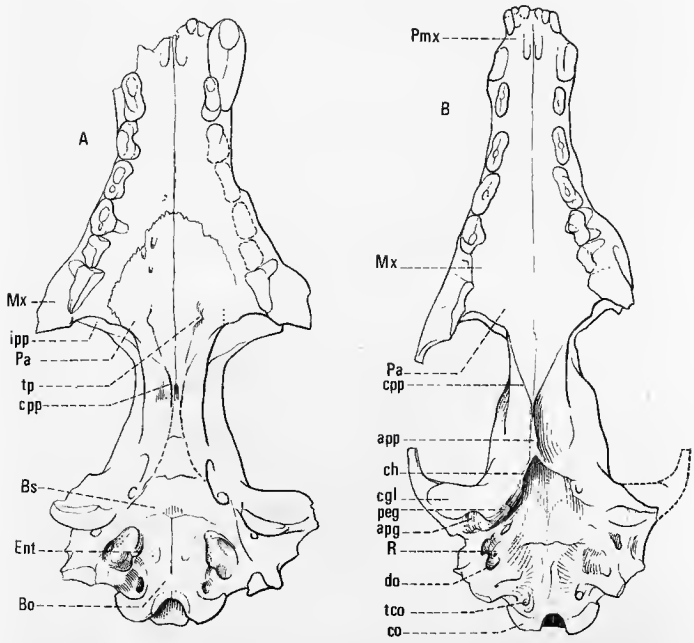


FIG. 20. — *Hyaenodon minor* (A) d'après Mo 6 et *Hyaenodon exiguus* (B) d'après PQ 2. Face palatine. Gr. nat.

s.p.g., apophyse postglénoïdienne ; app., apophyse ptérygopalatine ; Bo., Basioccipital ; Bs., Basisphénoïde ; c.gl., cavité glénoïde ; ch., choanes ; c.o., condyle occipital ; cpp., crête ptérygopalatine ; d.o., dépression otique ; Ent., Entotympanique ; i.pp., incisure postpalatine ; Mx., Maxillaire ; Ps., Palatin ; peg., processus entoglénoïde ; Pmx., Prémaxillaire ; R., Rocher ; Sq., Squamosal ; t. co., trou condylien ; t.p., tubercule palatin.

Source : MNHN, Paris

palato-maxillaire semi-circulaire est perforée de deux paires de foramens palatins postérieurs. Les foramens incisifs, essentiellement circonscrits par les prémaxillaires avec une faible participation des maxillaires, sont précédés d'une gouttière, en direction de l'incisive moyenne.

La voûte palatine se singularise par l'extension des maxillaires, des palatins et des ptérygoïdes. Les maxillaires s'étendent latéralement en arrière de l'incisure postpalatine ; la dernière molaire, qui est la carnassière, se trouve implantée en porte-à-faux entre l'orbite et la cavité buccale, ce qui pose le problème de la résistance de la paroi crânienne aux pressions exercées lors de la mastication. Le palais se prolonge en arrière par un long canal naso-pharyngé formé par le rapprochement médio-ventral des palatins et des ptérygoïdes, bien que leur suture commune n'ait pas été suivie sur toute sa longueur. Chez la plupart des espèces, leur convergence est incomplète, mais elle semble s'accroître avec l'âge individuel : très souvent ils demeurent séparés par une étroite lumière, bordée par les crêtes ptérygo-palatines qui s'individualisent au voisinage de l'incisure post-palatine et des tubercules palatins. Chez *H. exiguus*, ils se soudent totalement et constituent une courte apophyse ventrale, médiane (fig. 20 B et pl. XXVI, fig. 5) comme chez *H. leptocephalus* de la formation White River. Chez *H. brachyrhynchus* et *H. minor*, les crêtes ptérygo-palatines, minces et coupantes, semblent annoncer la disposition fusionnée de *H. exiguus*, mais il n'est pas possible de préciser si la fusion était ébauchée ou non. Les tubercules palatins font défaut chez *H. brachyrhynchus* et *H. exiguus*. La position reculée des choanes internes, qui débouchent au niveau des cavités glénoïdes et regardent plus caudalement que ventralement, est probablement corrélative de l'extension des muscles masticateurs et de la position postérieure des carnassières.

Ce canal naso-pharyngé a donné lieu à diverses interprétations. Gervais (1848-52) et Filhol (1882a) ont voulu y voir la marque d'une adaptation en rapport avec une vie aquatique. Scott (1892) le compara à celui de *Myrmecophaga*, mais se défendit d'attribuer à *Hyaenodon* un régime alimentaire de type insectivore. Plus tard avec Jepsen (1936), il souligne la convergence avec la disposition crocodilienne tout en émettant des réserves sur la valeur de ces analogies paradoxales entre ces carnassiers et les prédateurs amphibies reptiliens. Il interprète le degré de coalescence, en fonction de l'âge ou de la variation individuelle, lui déniant toute valeur spécifique.

Il est évidemment impossible de souscrire à l'hypothèse des mœurs aquicoles de *Hyaenodon*, dont toute l'organisation postpalatine suggère un mode de vie terrestre. D'un point de vue fonctionnel, Mellett (1969a) a avancé une explication en rapport avec un hyperdéveloppement des muscles ptérygoïdiens internes, qui a pu se manifester inégalement suivant les lignées. Le fait que la fusion des ptérygoïdes s'observe d'une part chez *H. leptocephalus* et d'autre part chez *H. exiguus*, tous deux de l'Oligocène moyen, suggère un développement progressif et tardif de ce caractère.

A partir des choanes internes, les crêtes ptérygoïdiennes divergent et rejoignent la base du crâne, en contournant le foramen ovale par l'arrière. Ce dernier est précédé d'une dépression de profondeur variable, accidentée de crêtes et ayant pu servir d'insertion au muscle ptérygoïdien externe ou au muscle *tensor veli palatini*.

Entre le foramen ovale et la dépression précédente, à mi-hauteur de l'apophyse ptérygoïde, s'observe une minuscule épine qui devait soutenir l'artère maxillaire interne. Un à trois foramens suivant les espèces et interprétés comme l'entrée du canal alisphénoïdal perforent le mur antérieur du foramen ovale. Pour Van Valen (1966), ils livraient passage soit à l'artère méningée moyenne, soit à une anastomose, soit à une veine. Chez de nombreux Eutheriens, l'artère méningée moyenne traverse le foramen ovale ; il est probable qu'elle devait suivre un trajet identique chez *Hyaenodon*. Par ailleurs, d'après l'orientation du canal médio-ventral dans le prolongement de ces foramens, il ne peut s'agir que de vaisseaux se rendant soit au plancher crânien, soit à la base de l'encéphale. Très probablement, ils se rendaient au sinus sphénoïdal et seraient homologues du canal transverse. Wortman (1901-02) les a décrits aussi chez un Proviverriné, *Sinopa agilis*.

Le trou ovale est situé à proximité de la cavité glénoïde qui est au même niveau que la base crânienne. La surface articulaire temporo-mandibulaire est d'abord plane puis hélicoïdale ; son bord antérieur est dépourvu d'apophyse préglénoïdienne.

La racine squamosale zygomatique occupe, par rapport à la paroi latérale du crâne, une position plus marginale que celle des Fissipèdes. En conséquence, au cours de la mastication, le condyle supporte

Source : MNHN, Paris

et transmet à la paroi temporale des forces d'intensité plus faible, mais dont une des composantes tend à écarter les deux hémimandibules.

La base de l'apophyse postglénoïdienne est profondément entaillée par la scissure de Glaser ; médialement, elle est limitée par le processus entoglénoïdien, en forme de tubercule formé moitié par le squamosal, moitié par l'alisphénoïde. Ce processus se prolonge par la crête préotique sur le bord de la fosse otique, qui limite la gouttière pour le passage du *m. tensor veli palatini* et éventuellement pour celui du rameau inférieur de l'artère stapédienne.

Région otique (fig. 21). — La fosse tympanique est de contour grossièrement rectangulaire à grand axe allongé parallèlement à celui du crâne.

A la différence de *Pterodon dasyuroides*, il n'y a pas de lacune osseuse circumpétreuse ; le toit de la fosse otique, formé par le pétreux est continu, en contact de toutes parts avec les os circonscrivant la fosse.

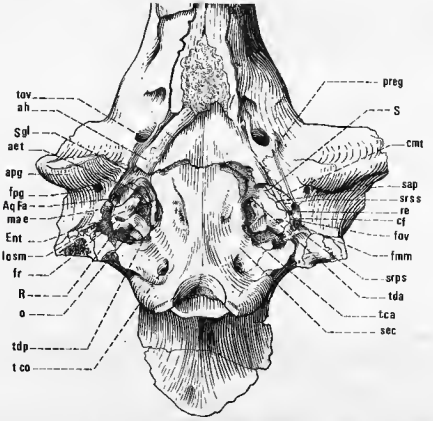


FIG. 21. — *Hyaenodon.* Interprétation de l'arrière-crâne (d'après Mo 6) 3/2.

a.ot., apophyse pour l'ectotympanique ; a.h., élément de l'arc hyoïde ; a.pg., apophyse postglénoïdienne ; aq. Fa., aqueduc de Fallope ; c.f., *crista facialis* ; c.mt., cavité mésotympanique ; Ent., Entotympanique ; f.m.m., *fossa muscularis major* ; fo.sm., foramen stylomastoïdien ; f.ov., fenêtre ovale ; f.pg., foramen postglénoïdien ; f.r., fenêtre ronde ; m.a.e., méat auditif externe ; o., ostéophytes ; pr.eg., processus entoglénoïde ; R., rocher ; r.e., recessus épitympanique ; S., sillon ; s.a.p., sillon de l'artère du promontoire ; s.ec., sillon de l'entocarotide ; s.GL, scissure de Glaser ; s.r.p.s., rameau postérieur de l'artère stapédienne ; s.r.s.s., rameau supérieur de l'artère stapédienne ; t.ca., trou carotidien ; t.co., trou condylien ; t.d.a., trou déchiré antérieur ; t.d. p., trou déchiré postérieur ; t.ov., trou ovale.

Le promontoire a une orientation oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du crâne ; il en diverge d'environ 40°, selon une disposition vraisemblablement en rapport avec le raccourcissement de l'arrière-crâne. Allongé, peu bombé, il n'a pas la forme habituelle du pétreux, en poire, mais plutôt

Source : MNHN, Paris

celle d'un dièdre caréné par le *septum bullae*. Ce septum était formé par l'entotympanique comme en témoigne Qu 8593. Une éventuelle participation de l'ectotympanique, bien qu'avancée par Piveteau (1935) et par Van der Klaauw (1931), qui l'a décrite chez deux espèces nord-américaines, *H. cruentus* et *H. crucians*, paraît douteuse. Schlosser (1887) nie son existence chez *H. brachyrhynchus* et *Pterodon dasyuroides*. Il semble en effet que les rapports entre les deux constituants soient différents de ce que croyait Van der Klaauw : le bord ventral de l'ectotympanique ne s'accolerait pas à l'entotympanique mais il s'incurverait pour venir s'appuyer sur la face antéro-latérale du promontoire, au-dessus du feuillet entotympanique (fig. 22). L'emplacement où l'ectotympanique s'appuie sur la face latérale du promontoire est marqué par une faible dépression ; à aucun moment, il n'y aurait eu de contact entre l'ectotympanique et l'entotympanique. Par conséquent, la bulle otique comprendrait une chambre postéro-médiale uniquement constituée par l'entotympanique (à laquelle pourrait être réservée l'appellation de bulle tympanique) et une chambre antéro-latérale, au plancher mi-ossifié, mi-membraneux, ce qui expliquerait la fréquente disparition de l'ectotympanique au cours de la fossilisation.

Les connexions entre l'entotympanique et les os circumotiques étaient également lâches d'après les facettes de contact observées au niveau des bords de la fosse otique, à proximité de la suture basispbénoïde-basioccipital, dans l'angle postéro-médial de la fosse otique, où le basisphénoïde développe une courte apophyse verticale, et tout le long de la *pars mastoïdea* du pétreux.

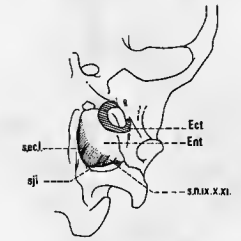


Fig. 22. — *Hyaenodon*. Reconstitution schématique de l'ectotympanique d'après les facettes d'articulation. Gr. nat. Ect., ectotympanique ; Ent., entotympanique ; s.e.cl. sillon de l'entocarotide latérale s.j.i., sillon de la jugulaire interne ; s.n. IX, X, XI, sillon des nerfs IX, X, XI.

D'après Van der Klaauw (1931), Scott et Jepsen (1936), l'ectotympanique, mince fer à cheval, ne participait pas à la formation du conduit auditif externe ; il prenait appui par son extrémité antérieure sur une apophyse du pétreux, en cuilleron, entre foramen postglénoïdien et scissure de Glaser, tandis que son extrémité postérieure devait reposer en avant du foramen stylo-mastoïdien primitif, sur le rebord de la fosse otique, à la limite du squamosal et de la mastoïde, là où un léger ressaut du squamosal forme une butée. La partie dorsale du méat auditif externe était limitée uniquement par le squamosal élargi en un auvent protecteur.

A la base de l'apophyse postglénoïdienne, débouche le foramen postglénoïdien. Contrairement à ce qu'affirme Piveteau (1935), il ne présente pas de réduction considérable « au point de ne jouer qu'un rôle fonctionnel très faible ». La variation de taille du foramen est corrélative de celle du crâne et rien ne permet de supposer une régression de la veine temporale au cours de l'évolution des différentes espèces de *Hyaenodon* entraînant une réduction de la veine jugulaire externe, au profit de la veine jugulaire interne et de la veine occipitale.

Source : MNHN, Paris

La face antéro-latérale du périotique (fig. 21) est accidentée de nombreux sillons plus ou moins bien séparés par des crêtes. Le plus profond décrit un arc de cercle, de l'angle postéro-latéral jusqu'à l'apex médial où il se jette dans une large échancrure découpant à la fois le pétreux et le basisphénoïde. C'est là le trajet de l'artère du promontoire. L'artère carotide interne se subdivisait au niveau de la fosse otique en deux rameaux, l'entocarotide latérale pénétrant dans l'oreille moyenne pour s'y ramifier et l'entocarotide médiale. Celle-ci empruntait un passage entre basioccipital et entotympanique. Elle cheminait d'abord sur la face ventrale du basioccipital puis, à mi-longueur de la fosse otique, passait sur sa face latérale où elle imprimait un large sillon. Sur une courte distance, le basioccipital émettait un processus latéral transformant le sillon en un canal. L'artère pénétrait dans la cavité cérébrale par un foramen propre (*foramen lacerum anterius*), séparé de celui de l'artère du promontoire par une épine osseuse issue du basisphénoïde.

Dans l'angle postéro-latéral du rocher, à proximité de l'origine de l'artère du promontoire, se détachent trois autres sillons. Le premier, après un très court trajet commun avec le sillon pour l'artère du promontoire, en diverge et prend une direction plus latérale. Il aboutit à une large fente située entre alisphénoïde et bord rostral du pétreux. Son origine et son parcours suggèrent des rapports avec l'artère du promontoire, dont un rameau pourrait avoir participé à la formation de l'artère méningée moyenne. Mais un tel vaisseau artériel n'a jamais été décrit chez les Mammifères placentaires actuels ou fossiles à circulation artérielle de type primitif, qu'ils soient Insectivores, Primates ou Carnivores, chez lesquels c'est le rameau supérieur de l'artère stapédienne qui contribue à la formation de l'artère méningée moyenne.

Tout porte à croire que l'artère stapédienne était subdivisée en deux rameaux, supérieur et inférieur, après la traversée du stapes. Le rameau supérieur pourrait avoir emprunté un trajet suivant le rebord du *tegmen tympani*, puis le plafond de la fosse mésotympanique avant de sortir en position plus latérale que la fente décrite ci-dessus. Le rameau inférieur, ou bien empruntait le sillon dans le prolongement du précédent sur l'alisphénoïde, longeant le processus entogléno'ide en direction du foramen ovale, ou bien, contournant l'apophyse en cuilleron pour l'insertion de l'ectotympanique, rejoignait la scissure de Glaser parcourue par plusieurs fines rainures.

Le deuxième sillon bien marqué prenant naissance au voisinage de l'artère du promontoire, en est séparé par une crête aiguë, s'atténuant progressivement à mi-hauteur de la face antérieure du périotique. Court, vertical, formant un angle droit avec son voisin, il se rend à la fenêtre ovale dont le bord diamétralement opposé présente une entaille en direction de l'aqueduc de Fallope. Il s'agit sans aucun doute du passage de l'artère stapédienne.

Le troisième sillon, comme le deuxième, est court et vertical. Il se détache en face de celui de l'artère du promontoire, sur la face postéro-médiale du pétreux et rejoint la fenêtre ronde. Ce trajet est celui du rameau postérieur de l'artère stapédienne.

L'entocarotide latérale semble se détacher de l'entocarotide médiale, à proximité du foramen *lacerum posterius*; elle emprunte un sillon qui traverse, en direction de la fenêtre ovale, la partie postéro-ventrale de l'entotympanique depuis le foramen carotidien (fig. 14 c). C'est donc une émanation de la carotide interne et non de la carotide externe comme l'avait suggéré Saban (1962) en l'absence de traces indiquant son passage sur le promontoire. Selon toute vraisemblance, le genre *Hyaenodon* avait une circulation carotidienne primitive à deux rameaux principaux comme l'avait reconnu Matthew (1909) et identique à la disposition des Placentaires primitifs.

Antéro-latéralement au pétreux, le toit de la fosse otique est creusé de deux dépressions, le récessus épitympanique et la cavité mésotympanique, dans laquelle débouche, un peu en avant de la fenêtre ovale, l'aqueduc de Fallope. Le *tegmen tympani* recouvre partiellement le trajet extrapétreux du nerf facial puis se prolonge latéralement en une crête (*crista facialis*) jusqu'au foramen stylomastoïdien primitif où elle s'unit à une côte issue de l'apophyse mastoïde. Le foramen stylomastoïdien primitif occupe une position usuelle à l'extrémité postérieure de la fosse mésotympanique, comme l'avait établi Matthew (1909) rectifiant la disposition erronée de Wortman (1901-02). Sur un spécimen de *H. dubius* (ITD 343), le foramen est dédoublé en une portion mésiale vasculaire et une portion latérale nerveuse, séparées par une mince épine osseuse formée par la mastoïde. Cette disposition a été décrite par Russell (1964) chez *Pleuraspidotherium*. Ventralement, le foramen stylomastoïdien primitif est recouvert d'un

Source : MNHN, Paris

pont osseux qui s'appuie sur l'extrémité postéro-latérale du pétreux et dont l'origine est controversée. Pour Matthew (1909), il s'agit d'un éperon issu de l'apophyse post-tympanique du squamosal. Pour Van der Klaauw (1931), il serait constitué par le tympanohyal. Sur ITD 343 et Qu 8593, aucune suture n'est visible permettant de choisir entre l'une ou l'autre des interprétations, mais la participation de la mastoïde doit être également envisagée. Il n'est d'ailleurs pas impossible que tous trois, squamosal, mastoïde et tympanohyal concourent à sa formation.

Sous le canal stylo-mastoïdien et un peu en retrait de la fenêtre ovale, se trouve la *fossa muscularis major* où s'insérait le muscle du stapes. Au-dessus, une côte soulignée d'un sillon marque le passage de la face antéro-latérale à la face postéro-mésiale du rocher.

La fosse tympanique communique largement avec une vaste cavité aérifère mastoïdienne qu'une mince paroi continue sépare du récessus épitympanique peu développé. Plusieurs ostéophytes rayonnent à partir du promontoire vers la périphérie du pétreux, recoupant le sinus épitympanique en logettes.

Le *foramen lacerum posterius* s'ouvre entre entotympanique et exoccipital, dans l'angle postéro-médian de la fosse otique, comme chez la plupart des Créodontes, quand il est connu. Contrairement à la description ambiguë de Matthew (1909), sa situation ne se différencie en rien de celle des Fissipèdes, mais sa taille est plus importante car il occupe tout le bord postérieur de la fosse otique. Sur l'exoccipital comme sur l'entotympanique, une légère crête marque la séparation entre le foramen jugulaire *s.s* et le foramen nerveux pour les nerfs IX, X, XI.

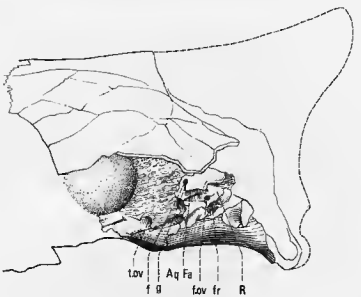


FIG. 23. — *Hyaenodon.* Détail de la région otique (d'après Mo 2527). Gr. nat.

aq.Fa., aqueduc de Fallope ; *f.*, fossette ; f.ov., fenêtre ovale ; f.r., fenêtre ronde ; g. gouttière ; R., rocher ; t.ov., trou ovale.

A la faveur d'une cassure ayant éliminé l'apophyse postglénoïde et la majeure partie de l'écaille squamosale (Mo 2527), des détails de la paroi latérale du périotique sont apparus (fig. 23). Une fossette réniforme, d'une taille comparable à celle de la fenêtre ovale, est creusée en avant et au-dessus du débouché de l'aqueduc de Fallope, à la limite du recessus épitympanique. Le bord de cette dépression, dont le fond était peut-être perforé d'un pertuis, est interrompu d'une part par une faible dénivellation antéro-médiale, d'autre part par une gouttière, en partie masquée par un repli osseux, qui communique avec le segment mastoïdien de l'aqueduc de Fallope. Dans la paroi vestibulaire, à proximité de la confluence des deux canaux précédents, s'amorce le départ d'un troisième conduit qui n'est autre que le segment labyrinthique du canal du nerf facial.

La fossette qui vient d'être décrite correspond par ses relations avec l'aqueduc de Fallope, à la

Source : MNHN, Paris

loge du ganglion géniculé dont les nerfs pétreux superficiels se détachaient en suivant la dépression antéro-médiale, bien que le hiatus de Fallope n'ait pas été retrouvé sur la face endocrânienne.

Région postotique. — Le raccourcissement de l'espace séparant le foramen *lacerum posterius* du condyle occipital est remarquable et caractéristique. En vue ventrale il y a un net contraste entre la brièveté de cette région et l'élargissement du bord latéral de la fosse otique par étalement des apophyses mastoïde et paroccipitale spatulée et crochue et qui ne participe pas à l'insertion de l'entotympanique. C'est dans ce bref espace, en contre-bas du condyle occipital et du trou déchiré postérieur que s'ouvre le foramen condylien. En fait, il s'agit plus exactement de deux foramens juxtaposés dans une dépression commune, l'antérieur regardant latéralement, le postérieur vers l'avant. Les lèvres de la dépression commune se poursuivent en direction de la fosse otique. Piveteau (1935) avait noté ce dédoublement du foramen condylien et l'avait interprété en fonction de l'origine composite du nerf grand hypoglosse. Par ailleurs, *H. brachyrhynchus* aurait offert une disposition différente de celle décrite précédemment, avec deux foramens totalement distincts, situés côte à côte, le latéral un peu en retrait du médial. D'après les relations des foramens entre eux, une autre interprétation peut être proposée, en rapport avec l'irrigation sanguine.

Le foramen condylien perfore la paroi ventrale de l'exoccipital. Facilement identifiable sur la face endocrânienne, il a une forme triangulaire et est précédé d'une vague gouttière pour le nerf XII. Sur la face exocrânienne, il correspond au foramen antérieur de la dépression commune décrite ci-dessus, sauf chez *H. brachyrhynchus* où il est confondu avec le foramen postérieur ; un autre orifice, de taille plus modeste, perfore le mur antérieur. Comme cet orifice fait défaut chez la plupart des espèces de petite taille (*H. minor, H. exiguus*), il paraît vraisemblable qu'il livrait passage plutôt à des vaisseaux sanguins qu'à un nerf, contrairement à l'interprétation proposée par Piveteau (1935). Le foramen postérieur communique avec un orifice de gros calibre, situé sur la face interne du condyle occipital et vers lequel convergent de nombreux canaux, tous en rapport avec la circulation veineuse intra-osseuse.

Entre les deux fosses otiques, le basiocciptal et le basisphénoïde s'affrontent en une suture rectiligne au niveau du *foramen lacerum anterius*. Les muscles *longus capitis* et *rectus capitis ventralis* s'insèraient sur des tubercules fréquemment dédoublés. Si on se réfère aux connaissances actuelles d'anatomie fonctionnelle, ces deux muscles participaient aux mouvements de flexion de la tête ; leur contraction unilatérale assurait des tractions puissantes, en rapport avec le mode de mastication et la position postérieure des carnassières.

Circulation artérielle. — Il semble que la circulation artérielle au niveau de l'oreille moyenne chez *Hyaenodon* était conforme dans ses grandes lignes à la disposition primitive reconnue chez les Placentaires. Après bipartition de la carotide interne, l'entocarotide médiale chemine le long du basiocciptal puis, à la fin d'un court trajet interosseux, entre entotympanique et basioccipital, gagne la face endocrânienne par le trou déchiré antérieur. L'entocarotide latérale se subdivise en deux troncs principaux, à proximité de la fenêtre ovale : une artère du promontoire et une artère stapédienne.

De l'artère stapédienne se détache un rameau postérieur, en direction de la fenêtre ronde ; un rameau inférieur, empruntant la scissure de Glaser et un rameau supérieur participant à la formation de l'artère méningée moyenne qui serait également alimentée par une ramification de l'artère du promontoire, logée dans un sillon où pouvait aussi s'insérer le muscle *tensor veli palatini*.

Circulation veineuse. — Guth (1964, p. 42) conclut son étude du système veineux de quelques Carnivores (Créodontes et Fissipèdes) en affirmant que, sauf chez *Pterodon*, le trajet des éléments essentiels chez les formes fossiles est conforme, dans son ensemble, à ce qu'il est chez les actuelles ; ainsi *Hyaenodon* et *Pterodon* auraient eu des plans veineux crâniens différents, dont les variations mettent en cause l'unité de plan vasculaire généralement admise au sein de la même sous-famille. Une telle interprétation demandant à être vérifiée, nous avons repris ce problème.

Les parois de la cavité cérébrale de *Hyaenodon*, comme celles de *Pterodon*, sont parcourues par un important réseau de canaux vers lesquels convergent les nombreuses empreintes laissées par les veines.

Le sinus longitudinal suivait une gouttière de la face endocrânienne le long de la suture inter-

Source : MNHN, Paris

pariétale jusqu'à la crête d'insertion de la tente du cervelet, dans laquelle il pénétrait et se bifurquait en deux branches latérales. Chacune des ramifications ne tardait pas à se subdiviser à son tour, en deux paires de canaux (fig. 24 A) ;

— l'un, antéro-ventral, dirigé vers le foramen postglénoïdien renfermait le *sinus temporalis* qui allait former la veine postglénoïdienne ;

— l'autre, postérieur, décrivait une large courbe dans un épaississement de la paroi de la fosse cérébelleuse, en direction de la face occipitale, et rejoignait le canal condylien, comme chez *Pterodon dasyuroïdes*. Il recevait, près de son origine, la veine émissaire occipitale et, à proximité de la confluence avec la veine condylienne, plusieurs vaisseaux du diploë supraoccipital. Il s'agit probablement du sinus sigmoïde dont les afférences et le parcours diffèrent de ceux des Fissipèdes considérés, comme ayant conservé une disposition primitive.

Chez les Fissipèdes modernes, le sinus sigmoïde, prolongement postéro-ventral du sinus transversal, chemine à découvert, sur la face endocrânienne au-dessus du pétreux. Il reçoit successivement la veine émissaire occipitale et le sinus pétreux inférieur, tandis qu'une anastomose le relie à la veine condylienne ; puis il s'abouche à la veine condyloïde et prend fin au foramen jugulaire par lequel sort la veine jugulaire interne.

Chez *Hyaenodon*, le sinus transverse serait réduit à un court tronçon logé dans la crête d'insertion de la tente du cervelet. Il serait relayé par le sinus sigmoïde qui ne rejoint pas le foramen jugulaire mais directement la veine condylienne. Il n'est donc pas en relation avec le sinus pétreux inférieur, et ne participe pas directement à la formation de la veine jugulaire interne. Pourtant ce dernier vaisseau recevait, probablement, une partie du sang contenu dans le sinus sigmoïde, soit par l'anastomose du canal condyloïde, soit par la veine du canal hypoglosse qui s'ouvre ventralement par le foramen postérieur de la dépression condylienne.

Une troisième voie, issue comme les deux précédentes du canal condylien, aurait existé chez *H. brachyrhynchus*. Elle traversait l'exoccipital où a été observé un orifice latéral par rapport à la sortie du nerf XII et sans relation avec ce dernier (voir p. 107).

La veine jugulaire interne était constituée par la confluence de deux vaisseaux principaux ; l'un, sinus pétreux inférieur, circulait dans une gouttière de la face ventrale du rocher ; l'autre, situé au-dessus de la *fossa subarcuata* et des canaux semi-circulaires, aurait relié le *sinus temporalis* et la jugulaire interne, soit en se glissant entre pétreux et squamosal (*H. brachyrhynchus*), soit en pénétrant dans le canal temporal par un foramen proche de la face postérieure de la crête cérébro-cérébelleuse (*H. exiguus*). Cette anastomose pourrait ne pas être l'homologue du sinus pétreux supérieur qui, dérivant ontogéniquement de la veine prootique chez divers embryons de Placentaires (Butler, 1967), relie le sinus transverse au sinus caverneux. Par ses connexions entre le système de la veine postglénoïdienne et celui de la jugulaire interne, cette veine pourrait être une néoformation mais elle suggère aussi un rapprochement avec la veine *capitis lateralis*, bien qu'il ait été montré que, chez les Rongeurs, les Carnivores et les Insectivores, celle-ci régresse au cours du développement embryonnaire.

Guth (1964) suppose que, chez *Hyaenodon*, le sinus pétreux supérieur aurait disparu ; le sinus sigmoïde qui aurait longé le pétreux, au-dessus de la *fossa subarcuata*, se serait bifurqué près du foramen jugulaire, pour donner naissance à la jugulaire interne et au sinus occipital, cheminant à découvert, le long de la paroi endocrânienne de l'exoccipital. Si ce parcours a l'avantage d'établir des connexions entre le sinus sigmoïde et la jugulaire interne, l'hypothèse de Guth présente l'inconvénient d'aboucher le sinus sigmoïde au sinus *temporalis*, selon une disposition différente de celle des autres Placentaires alors que, d'après notre reconstitution, les relations originelles de ces deux sinus sont conservées. Mais, dans ce cas, il n'y aurait pas de corrélation entre les os et le développement des sinus.

Quant à l'anastomose que nous avons décrite entre le sinus sigmoïde et la jugulaire interne, elle ne nous semble pas établir des rapports distincts de ceux qu'a figurés Butler chez le chien et le lapin. Elle diffère seulement par son orientation, horizontale, et sa plus grande longueur.

La disparition du sinus pétreux supérieur qui draîne la face inférieure de l'encéphale et du crâne paraît, *a priori*, improbable, bien que la régression de ce vaisseau ait été signalée chez les Monotrèmes, par Butler. D'autre part, il semble peu vraisemblable que ce sinus ait persisté sans laisser de trace sur

Source : MNHN, Paris

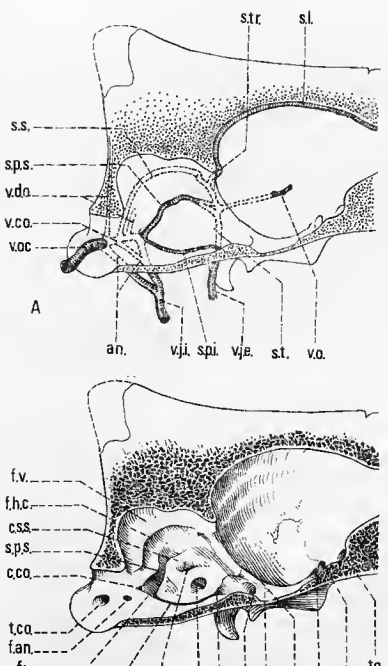


FIG. 24. — *Hyaenodon* sp., A, reconstitution de la circulation veineuse intracrânienne ; B, face endocrânienne de *H. brachyrhynchus* (coll. Lab. Pal. Vert. Pal. hum., Univ. P. et M. Curie). × 1.

an., anastomose ; c.o.c., crête cérébro-cérébelleuse ; c.co., canal condylien ; c.s.s., canal semi-circulaire supérieur ; f.an., foramen pour anastomose veineuse ; f.b., fosse hypophysaire ; f. bc., fosse de l'hémisphère cérébelleux ; f.j., *foramen jugulaire* ; f.s., fente sphénoïdale ; f.sa., *fossa subarcuata* ; f.v., fosse du vermis ; m.a.i., méat auditif interne ; s.l., sinus longitudinal supérieur ; s.p.i., sinus pétreux inférieur ; s.p.s., sinus pétreux supérieur ; s.s., sinus sigmoïde ; s.t., sinus temporalis ; s.tr., sinus transverse ; t.co., trou condylien interne ; t.d.a., trou déchiré antérieur ; t.o., trou optique ; t.ov., trou ovale ; t.r., trou rond ; v.co., veine condylienne ; v.d.o., veine du diploë occipital, v.j.e., veine jugulaire externe ; v.j.i., veine jugulaire interne ; v.o., veine ophtalmique ; v.oc., veine occipitale.

Source : MNHN, Paris

la paroi endocrânienne. On devrait retrouver l'orifice que cette veine traversait pour rejoindre, soit le sinus sigmoïde, soit le sinus transverse à moins que la jonction se soit opérée indépendamment des trajets osseux, c'est-à-dire à la confluence avec le sinus pétreux inférieur. Le sinus pétreux supérieur n'aurait donc pas disparu ; mais son homologie avec celui des autres Placentaires n'est pas certaine car il serait formé par la convergence de deux vaisseaux dont l'un viendrait du sinus *temporalis* et l'autre, situé dans un sillon en partie transformé en canal chez *H. exiguus* (Qu 8593), pourrait venir du sinus caverneux. Seule cette dernière ramification est strictement homologue au sinus pétreux supérieur.

Ainsi la circulation veineuse intracrânienne de *Hyaenodon* est identique à celle de *Pterodon*. Tous deux montrent une spécialisation dans le trajet intraosseux du sinus sigmoïde, circulant loin du périotique. Mais, leur plan de base qui devait être celui de tous les Hyaenodontinae, n'est pas fondamentalement différent de celui décrit chez d'autres Placentaires. Il est, en effet, possible de passer du trajet primitif, tel qu'il semble conservé chez un Insectivore actuel (*Erinaceus*) où la veine postglénoïde, la jugulaire interne et la veine occipitale sont également développées, à celui de *Hyaenodon*, à veine postglénoïde modérément développée et système occipito-condylien prépondérant, aux dépens de la jugulaire interne. Il se confirme qu'au cours de l'évolution des Placentaires, la circulation a fait l'objet de moins de remaniements que d'autres parties des organismes et qu'elle a peu donné prise à la spécialisation, bien que le tracé des veines soit plus variable que celui des artères. Le développement du néopallium et l'accentuation de la flexure télencéphalique auraient induit un remodelage des constituants osseux et des trajets des vaisseaux. Parmi ces derniers, celui du sinus sigmoïde sur la face endocrânienne du squamosal pourrait être corrélatif de l'accroissement des pariétaux, du recul du tentorium et de la bascule de la face occipitale.

Face endocrânienne. — Seule la face endocrânienne de la cavité cérébelleuse offre un certain intérêt, celle de la cavité cérébrale ne présentant aucune particularité notable (fig. 24 B). Ces deux cavités sont séparées l'une de l'autre par un épais bourrelet, en forme de fer à cheval formé par le pariétal et le squamosal, qui devait servir d'insertion à la tente du cervelet. Au-dessus du foramen ovale, cet épaississement s'interrompt et est remplacé par une fine crête qui sépare la fosse pour le lobe piriforme de la gouttière pour les nerfs se rendant à la fente sphénoïdale. La fosse hypophysaire, bien délimitée, encadrée par les sinus caverneux est précédée d'une plate-forme surélevée où prenait place le chiasma optique. Les nerfs optiques n'avaient qu'un très court trajet indépendant. La forme du *dorsum sellae* ne peut pas, malheureusement, être précisée car l'os, très mince à cet endroit, est endommagé sur tous les spécimens.

Entre le squamosal et l'exoccipital, en arrière du pétreux, s'étale la région pétrosquameuse triangulaire. Suivant les espèces, l'axe principal d'allongement du rocher est plus ou moins incliné sur l'horizontale (40° chez *H. exiguus*, 30° chez *H. brachyrhynchus*). Au milieu de la face interne du rocher, s'ouvre le conduit auditif interne recoupé par la crête falciforme qui sépare les fossettes faciale (pour le nerf facial) et utriculaire des fossettes cochléaire et sacculaire pour les terminaisons du nerf auditif.

La *fossa subarcuata* bordée par le canal semi-circulaire supérieur, est mieux délimitée chez *H. exiguus* que chez *H. brachyrhynchus*. Chez le premier, le canal semi-circulaire supérieur se prolonge par une épaisse crête en arc de cercle isolant la fosse du sillon qui devait contenir le sinus pétreux supérieur. Chez *H. brachyrhynchus*, le trajet du sinus pétreux supérieur semble plus rectiligne et comparativement à la taille du crâne, il aurait été d'un calibre plus faible, se glissant entre les deux parois osseuses du pétreux et du pariétal pour rejoindre le sinus temporal, alors que chez *H. exiguus*, il traverse un véritable foramen entre les deux mêmes os, en regard de la *fossa subarcuata*. Toujours chez *H. exiguus*, l'extrémité antérieure du pétreux est reliée par un pont osseux à la crête cérébro-cérébelleuse, couvrant une anastomose du sinus pétreux supérieur, en direction du sinus pétreux inférieur ; chez *H. brachyrhynchus*, au même emplacement, il n'y a pas de canal, seulement un sillon.

Sur le spécimen Qu 8593, les deux sillons qu'empruntaient d'une part le sinus pétreux inférieur, contre le rocher, et d'autre part l'entocarotide médiale, contre le basioccipital, sont conservés.

Au-dessus du rocher, deux paires de crêtes concentriques délimitent, sur l'occipital et le squamosal, les fosses pour les hémisphères cérébelleux et le vermis médian.

Source : MNHN, Paris

Moulage endocrânien

Plusieurs moulages endocrâniens rapportés à *Hyaenodon* ont été décrits par Gervais (1870), Scott (1886), Klinghardt (1934) et Piveteau (1961). Mais seules les études de Scott et Piveteau sont fondées sur des spécimens à la détermination générique incontestable.

Le spécimen de Gervais, attribué à *H. leptorhynchus*, est un moule naturel prélevé dans la cavité crânienne et provenant de la Limagne d'Auvergne. L'extension du néopallium en arrière, recouvrant partiellement le cervelet plus étroit que les hémisphères cérébraux, le vermis médian large et peu saillant, la forme ondulée du sillon latéral, la forte angulation des rhinales écartent ce spécimen non seulement de *Hyaenodon* mais des Créodontes, en général. Il en est de même pour la cavité crânienne édentée et sans museau, venant d'Escamps (Lot) et décrite par Klinghardt. Le moulage artificiel étudié diffère profondément de celui de *Hyaenodon*, par l'extension antérieure des sillons néopalléaux, le parcours apparent de l'artère méningée moyenne, la présence d'une pseudosylvia parallèle au tentorium et la position de la suture fronto-pariétale par rapport à la suprasylvia et au corono-latéral.

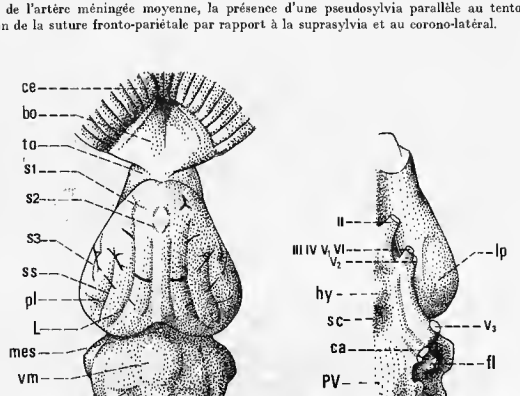


FIG. 25. — *Hyaenodon*. Moulage endocrânien, d'après deux spécimens de *H. brachyrhychus* (coll. Lab. Pal. Vert. Pal. hum., Univ. P. et M. Curie). — A, face dorsale ; B, face ventrale. Gr. nat.

b.o., bulbe olfactif ; ca., entocarotide ; c.e., cornets ethmoïdaux ; fl., flocculus ; h.c., hémisphère cérébelleux ; hy., hypophyse ; L, Latéral ; l.p., lobe piriforme ; mes., emplacement du mésencéphale ; pl. postlatéral ; p.V., pont de Varole ; s.1., sillon coronal ou sillon γ ? ; s.2. *suleus cruciatus* ? ; s.3., ectosylvia ou sillon δ ; s.c., sinus caverneux ; ss., suprasylvia ; t.o., tractus olfactifs ; v.m., vermis médian ; II, III, IV, V_1, V_2, V_3, XII, nerfs crâniens.

Source : MNHN, Paris

Actuellement, 3 moulages endocrâniens venant des Phosphorites du Quercy, peuvent être attribués à des espèces de *Hyaenodon* sans ambiguïté : un naturel à *H. filholi* (Qu 8997) et deux artificiels incomplets, à *H. brachyrhynchus*. Des variations ont été observées, d'une pièce à l'autre, qu'il est difficile d'interpréter car elles peuvent traduire soit une variabilité individuelle ou spécifique, soit une évolution cérébrale.

Dans l'ensemble, le moulage endocrânien de *Hyaenodon* est long et surbaissé ; la flexure télencéphalique étant peu marquée et intéressant uniquement la région temporale, les différentes parties sont alignées. En vue supérieure, la largeur maximale se situe à la partie postérieure des hémisphères cérébraux ; elle excède de peu celle du cervelet plus étroit. Le volume de ce dernier équivaut environ à la moitié de celui du télencéphale. Un fort tentorium osseux le séparait de la cavité cérébrale. Les hémisphères cérébraux n'atteignent ni le cervelet en arrière, ni les bulbes olfactifs en avant (fig. 25A). Le pôle antérieur des tubercules olfactifs les précède, rattaché par de larges tractus aux bulbes olfactifs. D'après Qu 8997, ceux-ci volumineux et triangulaires ont leurs faces mésiales en partie accolées. Le moulage des cornets ethmoïdaux déployés en éventail, les surplombe et masque la lame criblée de l'ethmoïde.

Sur la face supérieure, la rhinale n'est visible que dans la région antérieure. Sur la face latérale, elle a un trajet fortement oblique, presque rectiligne, au tiers de la hauteur de l'hémisphère cérébral. La rhinale antérieure, en position haute, délimite un lobe frontal étroit, tandis que la rhinale postérieure, plus profondément incisée, est soulignée à la fois par la suture squamoso-pariétale et la veine ophtalmique. Le néopallium apparaît comme une calotte reposant sur le pôle postérieur du rhinencéphale.

Entre la scissure interhémisphérique que masque le volumineux sinus sagittal et la rhinale, s'étagent trois sillons. Le plus sagittal n'atteint pas l'emplacement de la suture fronto-pariétale ; sa partie postérieure s'incurve en direction ventrale, épousant la forme du bord postérieur de l'hémisphère cérébral. Il s'agit vraisemblablement du sillon latéral. Le sillon suivant est de longueur variable, il peut se prolonger jusque dans le lobe frontal ; son extrémité antérieure converge vers celle du sillon latéral tandis que, peu avant son extrémité postérieure, se détache une branche verticale qui parcourt tout le lobe temporal. Le sillon allongé n'est autre que la suprasylvia faiblement arquée, que rejoint un sillon secondaire propre au lobe temporal (fig. 26).

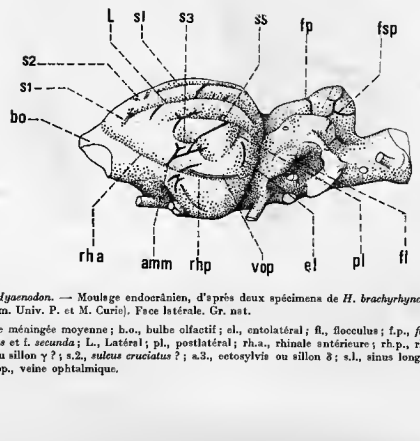


FIG. 26. — *Hyaenodon.* — Moulage endocrânien, d'après deux spécimens de *H. brachyrhynchus* (coll. Lab. Pal. Vert. Pal. hum. Univ. P. et M. Curie). Face latérale. Gr. nat.

a.m.m., artère méningée moyenne ; b.o., bulbe olfactif ; el., entolatéral ; fl., flocculus ; f.p., *fissura prima* ; f.sp., *fissura suprapyramis* et f. *secunda* ; L., Latéral ; pl., postlatéral ; rh.a., rhinale antérieure ; rh.p., rhinale postérieure ; s1., sillon coronal ou sillon γ ? ; s.2., *sulcus cruciatus* ? ; s.3., cetosylvia ou sillon δ ; s.l., sinus longitudinal supérieur ; ss., suprasylvia ; v.op., veine ophtalmique.

Source : MNHN, Paris

Le troisième sillon, situé à quelque distance de la rhinale, est bref, convexe vers la rhinale et son trajet est sinueux. Suivant les spécimens, il est plus ou moins apparent. Il n'offre aucune liaison avec la rhinale et est sensiblement orienté comme les deux précédents.

Rien ne permet d'affirmer la présence, même à l'état d'ébauche, d'une pseudosylvia car les moulages sont particulièrement délicats à interpréter dans la région concernée où les rhinales s'atténuent tandis que les sutures pariéto-squamoso-frontale altèrent profondément le relief endocrânien et peuvent ainsi masquer un éventuel sillon sylvien. Pour les mêmes raisons, le trajet de l'artère méningée moyenne s'identifie mal ; il est bien apparent seulement au-dessus de la scissure rhinale.

Dans le lobe frontal, en avant de la suprasylvia, il existe chez *H. brachyrhynchus* une dépression qui affecte la forme d'un Y. Sur le même spécimen, de petits sillons obliques, apparemment issus de la scissure interhémisphérique, dessinent un losange, à proximité de l'extrémité antérieure du latéral.

L'allure générale du moulage endocrânien et la fissuration néopalléale de *Hyaenodon* évoquent à la fois celles des Ongulés et celles des Fissipèdes. Bien que les deux dispositions rencontrées chez ces deux ordres ne soient pas irréductibles et fondamentalement opposées, il est possible d'interpréter les sillons de *Hyaenodon*, en fonction de l'une ou l'autre disposition.

Le petit sillon du lobe frontal (s1) qui existe aussi chez certains Insectivores fossiles et actuels, peut être homologué soit au sillon γ des Artiodactyles, soit à une ébauche de coronal.

Faut-il voir, dans le losange axé sur la scissure interhémisphérique, l'équivalent du losange ursin, circonscrit par crucial et précrucial, des Carnivores arctoïdes ? Le sillon vertical du lobe temporal n'évoque-t-il pas le postlatéral ? Ne décèle-t-on pas chez *H. brachyrhynchus* l'ébauche d'un entolatéral (fig. 26) ? Mais par ailleurs ne doit-on pas considérer comme un sillon δ plutôt que comme une ectosylvia, le sillon surmontant la rhinale, à cause de la faiblesse de la flexure télencéphalique, et de son indépendance vis-à-vis de la rhinale ? N'est-ce-pas un girus amygdoïde qu'enserrent latéral et suprasylvia convergents ? On ne peut pas nier les ressemblances morphologiques avec le néopallium des Ongulés, mais sont-elles la marque de caractères plésiomorphes ou la conséquence de convergences.

La multiplicité des sillons chez *Hyaenodon* traduit une complication de la fissuration par rapport aux Proviverrinés, plus primitifs. Elle exprime l'accroissement des lobes frontal et temporal du néopallium. L'allongement des sillons sensiblement parallèles n'est guère altéré par la faible flexure télencéphalique dont les répercussions ne se font sentir qu'au niveau du lobe piriforme sans atteindre le large girus au-dessus de la rhinale. Donc, comme chez *P. dasyuroïdes*, il y a un accroissement du territoire central sur le territoire périphérique, tempéré par la brièveté des sillons, essentiellement la suprasylvia. L'emplacement de celle-ci permet au paléoneurologue de déterminer la position et l'évolution des noyaux gris centraux ; dans le cas présent, la faiblesse du développement du paléencéphale, au profit du néencéphale, montre que *Hyaenodon* a franchi une étape vers l'acquisition d'un contrôle conscient des fonctions végétatives et une meilleure coordination des automatismes sensitivo-sensoriels et moteurs.

Rhinencéphale. — Le rhinencéphale est très apparent : non seulement, il déborde le néopallium en avant, mais en arrière, le lobe piriforme volumineux forme un renflement massif, comme suspendu au néopallium et non replié sous lui. La position occupée par un sinus veineux à la limite de la rhinale postérieure indique que déjà une partie du lobe piriforme est recouverte par le néopallium.

Mésencéphale. — Dans le large espace séparant le télencéphale du cervelet, le mésencéphale devait être en partie à découvert, la présence d'une veine rejoignant le sinus transverse semble bien le confirmer.

Cervelet. — La distinction entre vermis médian et hémispbères cérébelleux est très nette, soulignée par un large sillon paramédian.

Le vermis s'élève au-dessus des hémisphères cérébraux. Sa face postérieure est plane et redressée ; elle déborde largement en arrière des hémisphères cérébelleux, comme chez *Cynohyaenodon cayluxi*. En avant de la *fissura prima*, située à mi-longueur de la face dorsale du vermis, s'étale un large paléocerebellum au relief flou ; en arrière, le néocerebellum comprimé devait être fissuré transversalement.

Source : MNHN, Paris

Deux sillons principaux parcourent sa face postérieure, dans lesquels il faut peut-être reconnaître en avant la *fissura suprapyramis*, en arrière la *fissura seconda*, très proche de la moelle épinière.

Les hémisphères cérébelleux très larges sont formés de 2 ou 3 lobes concentriques, proportionnellement plus développés que ceux de *C. cayluxi*. De leur surface godronnée, se détachent deux sillons prolongeant plus ou moins bien ceux du vermis médian. Le flocculus, bien que petit, est nettement individualisé en retrait de l'empreinte du méat auditif interne.

En arrière du cervelet et du bulbe, la moelle épinière est comprimée transversalement ; la hauteur de sa section a été évaluée à environ la moitié de la longueur.

Face ventrale (fig. 25 B). — L'importance des lobes piriformes confère à la face ventrale une grande largeur, presque égale à la longueur de l'hémisphère cérébral. Le néopallium y est peu apparent. Entre les deux lobes piriformes, courent de gros cordons concentriques. Les plus médians, juste en avant des lobes piriformes, correspondent aux nerfs optiques. Après un long chiasma, ils s'individualisent sur une faible distance à proximité des foramens optiques. A leur base, ils sont encadrés par l'empreinte de la fente sphénoïdale, sortie des nerfs III, IV, V_1 et VI, avec une ramification en direction du foramen ovale, pour le nerf V_3.

Médialement à ce fort bourrelet, s'en trouve un autre plus mince, à concavité plus marquée, allant de la fente sphénoïdale au voisinage du trou déchiré antérieur. Avec son symétrique, ils enserrent la proéminence ovoïde de l'hypophyse. Il s'agit vraisemblablement du sinus caverneux, éventuellement doublé de la carotide interne. L'empreinte de l'entocarotide, provenant du foramen déchiré antérieur, recoupe celle du sinus caverneux, à la hauteur du foramen ovale. Derrière l'hypophyse, une petite dépression marque l'emplacement du *dorsum sellae* suivie d'une proéminence médiane circulaire qui pourrait être le pont de Varole de la protubérance annulaire.

Sur un des moulages de *H. brachyrhynchus*, entre fente sphénoïdale et foramen optique, court un fin vaisseau qui correspond probablement à une branche de la veine ophtalmique rejoignant le sinus caverneux.

La fissuration néopalléale des *Hyaenodon* quercynois est, dans ses grandes lignes, comparable à celle des espèces nord-américaines, en dépit de différences non négligeables que Scott pense être corrélatives des variations de taille. Mais il existe moins de différences entre le petit *H. filholi* et le grand *H. brachyrhynchus* qu'entre *H. horridus* et *H. crucians* ou qu'entre *H. brachyrhynchus* et *H. crucians*, sensiblement de même taille. Il est probable que ces variations sont sous la dépendance d'autres facteurs parmi lesquels le niveau stratigraphique et l'évolution caractéristique de chaque espèce sont à considérer.

Chez les espèces nord-américaines, le néopallium est proportionnellement moins développé, en particulier le lobe temporal. En revanche, le sillon situé dans le lobe frontal a réalisé sa jonction avec la suprasylvia. La brièveté du latéral constatée sur tous les moulages serait peut-être une conséquence de l'emplacement de la suture fronto-pariétale qui entraverait son extension rostrale.

En première approximation, *Pterodon dasyuroides* et *Hyaenodon* sont au même stade évolutif. Fissuration néopalléale à 3 sillons principaux, faible flexure télencéphalique, importance du rhinencéphale et du cervelet, mésencéphale en partie à découvert. Cependant, quelques différences permettent de les distinguer : le lobe piriforme allongé et comme replié sous la face ventrale du télencéphale, le tentorium plus incliné, la place du sillon δ, le gyrus 1 plus étroit, le néocerebellum et la formation flocculaire moins développés caractérisent *Pterodon* par rapport à *Hyaenodon*. Le rhinencéphale est plus apparent et, semble-t-il, plus développé chez *Hyaenodon*.

Mandibule

De façon générale, la mandibule de *Hyaenodon* est longue et basse. Les deux hémimandibules divergent peu l'une de l'autre (environ 22° chez *H. brachyrhynchus* et 10° chez *H. exiguus*), quelque soit l'allongement du museau. Il n'y avait donc qu'un espace restreint pour une langue effilée.

Source : MNHN, Paris

Corps mandibulaire. — La branche horizontale porte peu de reliefs. Elle est remarquable par la régularité de son bord inférieur, seulement incurvé, en avant de l'apophyse angulaire, par la poulie de Lafond.

Les foramens mentonniers, au nombre de deux, s'ouvrent dans la moitié inférieure de la mandibule (un seul spécimen sur plus de 500 en possède trois). L'un occupe une position constante sous la racine postérieure (ou unique) de P_1 ; l'autre est situé sous la racine postérieure de P_3, quelquefois dans son espace interradiculaire. C'est la disposition la plus couramment observée. *H. gervaisi* fait exception avec l'orifice postérieur débouchant sous la racine antérieure de P_4. Ce déplacement est probablement en rapport avec le raccourcissement du museau. Savage (1965), dans sa diagnose du genre *Hyaenodon*, signale la présence de foramens mentonniers également sous P_2 et entre P_2 et P_3 ; ceux-ci n'ont jamais été observés chez les *Hyaenodon* européens, même chez les immatures.

Chez plusieurs individus âgés d'espèces différentes (*H. minor, H. exiguus...*), le pseudamphicône de M^2 a creusé une cupule sur le bord alvéolaire vestibulaire entre M_2 et M_3. Elle est parfois accompagnée, chez les espèces de grande taille, d'une dépression de la région moyenne du corps mandibulaire, sous M_1 et M_2.

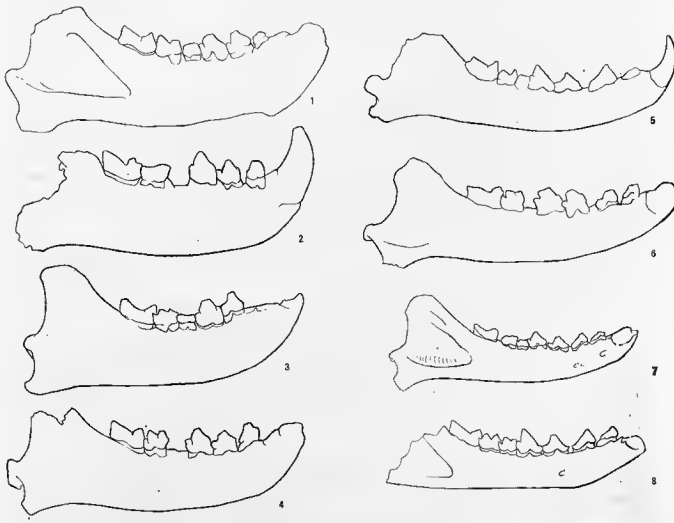


FIG. 27. — Variations du profil mandibulaire (ramené à la même échelle) chez différentes espèces de *Hyaenodon*.
Type brévirostre : 1, *H. requieni* ; 2, *H. gervaisi* ; 3, *H. brachyrhynchus* ; 4, *H. minor* (provenant des Phosphorites).
Type longirostre : 5, *H. leptorhynchus* ; 6, *H. dubius* ; 7, *H. exiguus* ; 8 *H. filholi*.

Source : MNHN, Paris

Les dimensions du corps mandibulaire sont très variables. A plusieurs reprises, Filhol signale des différences et leur attribue une signification spécifique. En fait, cette hétéromorphie se ramène aux deux morphotypes, brévirostre et longirostre, déjà décrits à propos du crâne (fig. 27). Depéret (1917) reprenant les conceptions de Schlosser (1887), fait de cette distinction, le caractère phylétique par excellence à partir duquel il distingue trois rameaux :

— l'un, à branche horizontale très haute et profil inférieur brusquement relevé au niveau de la symphyse, est représenté par *H. requieni*, *H. minor* et *H. brachyrhynchus*, appartenant à trois lignées distinctes ;

— l'autre, à mandibule grêle et profil inférieur doucement incurvé. Rameaux de *H. heberti*, *H. martini milloquensis* ;

— le troisième, à mandibule grêle, se relevant faiblement en avant, et se différenciant du groupe précédent par l'espacement des prémolaires. Rameaux de *H. aymardi*, *H. leptorhynchus*, *H. vulpinus*, *H. compressus*, *H. filholi*.

Nous avons cherché si ces variations de taille pouvaient s'exprimer par des indices. Malheureusement, les calculs faisant entrer en ligne de compte la longueur totale de la mandibule ou de la rangée dentaire éliminent un nombre considérable de spécimens. Quant à la hauteur totale, que nous avons mesurée entre P_4 et M_1, elle est fonction de la croissance de la mandibule qui se poursuit après que la dernière dent définitive soit entrée en fonction. Dans ces conditions, il est pratiquement impossible de mesurer des mandibules à âge individuel égal, celui-ci étant déterminé par le développement des facettes d'usure dentaire.

Nous avons cependant pu mettre en évidence les variations de longueur des séries de prémolaires et de molaires en calculant l'indice 100LM/100LP. Les résultats obtenus (tab. 8, p. 122), conformes à ceux mentionnés pour le crâne, rejoignent les observations de Schlosser. Les indices n'ont pas de valeur spécifique mais ils se répartissent en deux groupes. L'un comprend les espèces à museau court et trapu pour lesquelles la valeur de l'indice varie entre 92 et 95, ce qui revient à dire que prémolaires et molaires occupent sensiblement la même longueur dans la rangée dentaire. Il s'agit de *Hyaenodon brachyrhynchus*, *H. requieni* et *H. gervaisi*. L'autre groupe est caractérisé par un indice nettement plus faible, variant entre 83 pour *H. minor* et 58 pour *H. leptorhynchus*. L'équilibre entre les deux composants fonctionnels, prémolaires et molaires, est rompu par suite de l'espacement des premières.

Pour certaines espèces, une évolution de la mandibule a pu être mise en évidence. Ainsi, le museau de *H. brachyrhynchus* demeure court d'Euzet à Rabastens, tandis que celui de *H. minor* s'allonge pendant la fin du Ludien. La brévirostrie s'accroît de *H. requieni* à *H. gervaisi* du Ludien supérieur à la fin du Stampien moyen.

Il semble donc que, pendant la fin du Paléogène, la longueur du museau des différentes espèces de *Hyaenodon* a évolué selon des modalités propres à chaque lignée.

La symphyse s'étend jusqu'à la moitié de P_3 et son extension est indépendante de l'allongement de la mandibule. Le profil symphysaire s'infléchit brusquement à partir de P_2 et son axe antéro-postérieur est plus redressé par rapport au bord inférieur de la mandibule chez les brachygnathes que chez les dolichognathes. A partir de la symphyse, une rainure entaillant le bord inférieur du dentaire jusqu'au voisinage de M_1 marque la limite d'insertion du digastrique. Sur la face interne, le surplomb molaire lingual est peu apparent. Il est possible qu'à la différence des Fissipèdes, il n'y ait pas de torsion du corps mandibulaire, l'ajustement des séries dentaires et des arcades alvéolaires se faisant par un autre processus d'origine musculaire.

Branche montante. — Comme chez les félins modernes, le bord antérieur de l'apophyse coronoïde forme un angle très ouvert (130°) avec le bord alvéolaire (140° chez le guépard, 150° environ chez la panthère, 130° chez le chat). La branche montante (fig. 28 A) est triangulaire, plus longue que haute, car à la différence des carnassiers actuels, l'apophyse coronoïde est basse, dépassant la rangée dentaire d'un tiers environ de la hauteur totale de la branche verticale. Ce manque d'élévation, associé au grand angle formé avec la *pars alveolaris*, facilitait une large ouverture de la mâchoire libérant la carnassière, M_2. Le bord antérieur du processus coronoïde est mince ; au voisinage de la *pars alveolaris*, il n'y a pas

Source : MNHN, Paris

de trigone rétromolaire, pourtant bien développé chez les Proviverrinés. L'insertion de la *pars orbitalis* du muscle temporal devait, en conséquence, être reportée sur la face externe de la branche montante dont le bord postérieur est faiblement concave. La partie supérieure de l'apophyse coronoïde se termine par un bec arrondi, qui tend à s'effacer avec l'âge individuel, pour faire place à une troncature. Elle est donc dénuée de la signification spécifique que lui ont accordée plusieurs auteurs dont Depéret (1917).

La fosse massétérine, de profondeur variable selon les espèces, est grande, s'étendant sur toute l'apophyse coronoïde et sous la moitié postérieure du protoconide de M_3. Isocèle, elle tend à devenir équilatérale chez les espèces à museau court. La crête massétérine supérieure reste toujours indépendante du bord antérieur du processus coronoïdien ; dans le large espace qui les sépare, venaient s'insérer la *pars orbitalis* du muscle temporal, le zygomatico-mandibulaire et, peut-être, le maxillo-mandibulaire. Il est à noter que, chez les individus âgés, la crête s'accentue jusqu'à former une mince excroissance perpendiculaire à la surface de la mandibule. A sa partie supérieure, elle s'infléchit brusquement vers l'arrière, traçant la limite supérieure d'insertion de la *pars profonda* du masseter. Elle est surmontée d'une autre surface triangulaire, homothétique de la précédente, pour l'insertion de la *lamina prima* du temporal, isolée de l'attache du tendon du temporal par un ensemble de costules concentriques au profil supérieur de l'apophyse coronoïde. La crête inférieure, ou discontinue, a plutôt l'aspect d'un rebord, mieux individualisé en arrière qu'en avant.

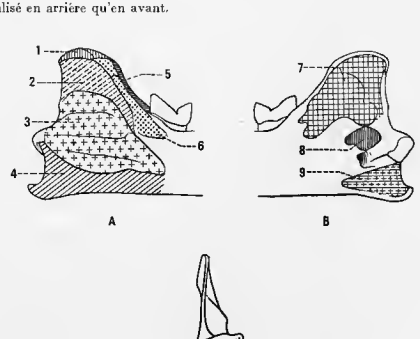


FIG. 28. — Principales surfaces d'insertions musculaires masticatrices de la mandibule de *Hyaenodon* sp.
A, vue latérale externe ; B, vue latérale interne ; C, vue postérieure.
1, tendon du temporal ; 2, *pars temporalis* ; 3, masséter profond et intermédiaire ; 4, masséter superficiel ; 5, *pars orbitalis* du temporal ; 6, zygomatico-maxillo-mandibulaire ; 7, temporal ; 8, ptérygoïdien latéral ; 9, ptérygoïdien médial.

La face linguale de l'apophyse coronoïde (fig. 28, B) est toujours fortement déprimée par la fosse d'insertion du temporal. Chez *H. exiguus*, elle est littéralement martelée, déformée par les tensions musculaires ; chez les autres espèces, l'impression du muscle n'atteint jamais la même amplitude. En outre, l'apophyse coronoïde est remarquablement mince, sauf sur les bords.

Source : MNHN, Paris

Comme chez les félins actuels, le condyle articulaire est en position basse, en-dessous de la rangée dentaire. Le col est assez mal individualisé, par suite de la faible concavité de l'échancrure sigmoïde. Le pilier condylien externe, fort, rejoint la crête discontinue. Rarement conservé dans son intégralité, le condyle a une forme de fuseau, incliné de haut en bas et de dehors en dedans. La surface articulaire bélicoïdale (fig. 28, C) se décompose en deux champs :

1) un champ supérieur, dont les 2/3 de la longueur débordent latéralement l'apophyse coronoïde. Il forme un plateau très large antéro-postérieurement, à la surface faiblement convexe et à l'extrémité médiale fuselée. Chez *H. brachyrhynchus*, la surface articulaire supérieure est particulièrement étroite ; comme cette disposition n'a pas pu être observée chez d'autres espèces brachygnathes il n'est pas possible d'en préciser la signification ;

2) un champ postéro-interne, concave dans sa partie ventrale, étroit (et non large comme l'a décrit Depéret).

Alors que, dans ses relations avec le reste de la mandibule, le condyle évoque plutôt celui des félins modernes, sa surface articulaire s'apparenterait davantage à celle des Canidés. Ces différences, considérées sous l'angle de la biomécanique, traduisent, chez *Hyaenodon*, une spécialisation poussée des mouvements de translation, spécialisation qui existe, à un moindre degré, chez les Carnivores actuels.

La région angulaire a joué un rôle important pour départager les tenants de l'ascendance didelphe de *Hyaenodon* (Laizer & Parieu, Pomel, Laurillard) de ceux de l'ascendance monodelphe (Blainville, Filhol, Gervais). Le processus angulaire a souvent été mal décrit, parce que fréquemment altéré au cours de la fossilisation. Sa forme générale s'apparente à celle d'un sabot ou d'un bec de rapace ; l'apparence tronquée, la plus couramment observée et dont Depéret fit un caractère spécifique, n'est qu'un artéfact. Il n'y a pas d'inflexion médiale du bord inférieur, comparable à celle des Marsupiaux. L'apophyse angulaire a une surface latérale relativement lisse et la plupart des reliefs identifiés par Gaspard (1964), chez les Fissipèdes ne peuvent pas être retrouvés. Un élargissement postéro-ventral forme une facette triangulaire pour l'insertion du masséter superficiel (*H. brachyrhynchus* Ma PQ 20 ; *H. exiguus* Ma PQ 6).

Sur la face linguale (fig. 28 B), l'aire d'insertion du muscle ptérygoïdien interne se repère aisément ; c'est une fosse triangulaire, comprise entre le condyle, l'orifice d'entrée du canal mandibulaire et le gonion.

L'arête interne, plus ou moins marquée, n'a pas de valeur spécifique. Toutefois, chez *H. exiguus*, elle est plus saillante que chez les autres espèces. Or c'est également chez *H. exiguus* que ptérygoïdes et alisphénoïdes se rejoignent pour former un processus ventro-sagittal sous le canal naso-palatin. Tout porte donc à penser que les muscles ptérygoïdiens internes étaient plus développés chez cette espèce que chez les autres. Quant au ptérygoïdien externe, il n'a pas laissé de traces indubitables. Peut-être faut-il lui attribuer une dépression oblongue entre condyle et canal mandibulaire ?

Des informations complémentaires sur la structure osseuse ont été obtenues par radiographie de quelques mandibules appartenant à différentes espèces (pl. XXIV, fig. 4). Dans l'ensemble, le plan d'organisation de la spongiosa de *Hyaenodon* est comparable à celui des Fissipèdes. Toute-fois, les faisceaux en relation avec les tractions exercées par les muscles ptérygoïdiens sont plus larges et mieux individualisés. Les réseaux sont peu développés. Le réseau alvéolaire, dense au voisinage des collets dentaires, passe progressivement d'un maillage oblong et serré à un tissu polygonal lâche. Cette architecture correspond à celle des Fissipèdes actuels chez lesquels la lacération prédomine sur la trituration. En conclusion, il n'y a pas de caractères strictement spécifiques sur la mandibule de *Hyaenodon*, ceux observés reflètent seulement les actions mécaniques auxquelles le dentaire est soumis.

C'est pourquoi la structure de cet os n'est pas fondamentalement différente de celle des Fissipédes. Les principaux éléments morphogénétiques s'y retrouvent, mais en une combinaison originale, due à la prépondérance des mouvements de latéralité sur ceux de rotation axiale. Une convergence semblable a été décrite chez les Mesonychidae, rameau de Condylarthres, lui aussi spécialisé dans le sens prédateur.

Dans ces conditions, il n'est pas possible d'adopter les vues de Matthew (1909) qui interpréta les Créodontes, et *Hyaenodon* en particulier, comme des « Carnivores inadaptés ». Les arcades zygoma-

Source : MNHN, Paris

tiques frêles, la position des carnassières et la morphologie de la mandibule ne suffisent pas pour maintenir l'image d'un carnassier moins efficace que la plupart des Fissipèdes actuels. Dans la faune de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène, *Hyaenodon* a dû tenir le rôle d'un redoutable prédateur que lui raviront par la suite les félins et non les hyènes comme pourrait le laisser croire l'étymologie de sa dénomination générique.

Denture

Seuls sont abordés ici les aspects généraux concernant la denture de *Hyaenodon*, afin d'en dégager les caractères structuraux propres au genre. La morphologie détaillée des dents est envisagée dans le cadre des études spécifiques.

Formule dentaire. — Lydekker (1885) fut le premier à établir de façon irréfutable la formule dentaire : 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/3 M. Pour Gervais (1848) et Cope (1884b), les molaires supérieures étaient au nombre de trois. Schlosser (1887) rectifia cette interprétation par un raisonnement basé sur des données fonctionnelles, assez exceptionnel pour l'époque.

Incisives. — Si les incisives supérieures sont régulièrement disposées en arc de cercle, les inférieures offrent la particularité d'être sur deux rangs, I_2, étant refoulée derrière I_1 et I_3 [1]. Comme Schlosser (1887) et Martin (1906) l'ont noté, c'est là un *caractère générique*, dérivé d'une forme ancestrale à incisives juxtaposées, donc à museau plus large qu'effilé. La disposition décalée n'affecte que les alvéoles et les racines. Les couronnes de I_1 et I_3, divergent l'une de l'autre, ménagent un espace où prend place la couronne de I_2 ; ainsi se trouve reconstitué un arc incisif inférieur s'articulant intégralement au supérieur.

Les incisives supérieures forment une série de taille croissante. I^1 et I^2 à l'état vierge ont une extrémité tréflée que remplace rapidement, par abrasion, un biseau puis un plateau, chez les individus âgés. La base de la face linguale s'épaissit légèrement, mais ne porte pas de tubercules. I^2 diffère des deux précédentes, à la fois par sa taille, deux fois plus volumineuse que I^1, et par sa morphologie, canniforme.

A la mandibule, I_2 et I_3 semblent avoir été subégales. Le développement des facettes d'usure suggère une aptitude à pincer et à déchirer les parties molles, aussi grande, si ce n'est plus, que chez les Fissipèdes actuels. Ce mécanisme de préhension et de lacération s'accompagnant de violentes tractions de la tête pour rompre les chairs par étirement, nécessite une musculature cervicale puissante que corroborent le développement et l'orientation des crêtes et apophyses de la région occipitale.

Canines. — Qu'elles soient supérieures ou inférieures, les canines portent très fréquemment des marques d'usure avancée ou de fractures. Dans l'ensemble, et par rapport au reste de la denture, elles sont plutôt grêles et peu concaves. Sur la face linguale court une côte, depuis la pointe jusqu'à la base de la couronne, où elle se dirige vers la face antérieure.

De très nombreuses canines isolées, figurant dans les collections anciennes, ont été rapportées à *Hyaenodon*, voire à une espèce précise. Aucun critère ne permet de les identifier à coup sûr, parfois même de les distinguer de celles d'autres carnassiers fossiles.

Prémolaires. — Les prémolaires constituent une série de taille croissante de l'avant vers l'arrière, sauf chez *H. dubius*, *H. exiguus*, *H. filholi*, *H. leptorhynchus* et *H. rossignoli* la longueur de P_3 est ou égale ou supérieure à celle de P_4. Morphologiquement, ce sont des dents simples, coniques, sauf P^4. Elles sont biradiculées, la racine postérieure étant toujours plus forte que l'antérieure. Les deux racines de P^1 et P_1 fusionnent en une seule, chez les espèces brévirostres, mais la dualité d'origine demeure toujours perceptible sous forme d'un sillon sur les faces vestibulaire et linguale de la racine. La couronne, unicuspidée, conique, est plus ou moins dissymétrique par rapport au plan interradiculaire selon l'étirement de sa partie distale en un rebord bas et arrondi. Plusieurs espèces montrent une tendance très nette à l'élargissement de la moitié postérieure des prémolaires (Lange-Badré, 1975). D'après les diagrammes de variations, elles présenteraient un fort dimorphisme sexuel.

1. Nous avons signalé (1975) la reconstitution erronée de la mandibule de *H. brachyrhynchus* figurée par Gervais (1848-1852, pl. 24, fig. 11) avec les six incisives juxtaposées.

Source : MNHN, Paris

P^4 diffère des autres prémolaires, par la présence d'un tubercule lingual qui tend à se résorber au cours de l'évolution. Chez *H. filholi* et *H. gervaisi*, sa réduction est très sensible, soit par fusion au reste de la couronne, soit par régression sur place.

Schlosser, Martin, Filhol ont souvent invoqué l'espacement des prémolaires comme critère spécifique. Mais sa signification dépasse le domaine descriptif et est liée à l'articulé dentaire. La longueur des diastèmes varie, au sein d'une espèce donnée, car ils s'accroissent au cours de la vie individuelle jusqu'au moment de l'entrée en fonction des dernières molaires. Bien que caractéristiques des espèces au museau allongé, ils ne s'observent jamais entre P3 et P4, en haut et en bas.

Lorsque les trois premières prémolaires sont séparées par des diastèmes, les deux rangées dentaires supérieure et inférieure s'emboîtent l'une dans l'autre par alternance des dents d'où deux conséquences :

— il n'y a pas possibilité de mouvements antéro-postérieurs (ou très limités) lors de la mastication ;

— les carnassières ne sont fonctionnelles qu'après dégagement de la pointe des prémolaires, par ouverture buccale suffisante. Le sommet abrasé des prémolaires témoigne qu'elles étaient fonctionnelles par effet de percussion contre le maxillaire antagoniste, en fin de morsure.

Chez les espèces dépourvues de diastèmes, la rangée des prémolaires supérieures recouvre l'inférieure lors de l'occlusion et sa régularité est altérée par une angulation de la série dentaire au niveau de P^3 et P^4 qui compense le manque d'espace, comme chez les hyènes actuelles. La valeur de l'angle formé par les directions antéro-postérieures de P^3 et P^4 varie en fonction de l'allongement du museau et constitue, associée à d'autres critères, un caractère spécifique diagnostique (tabl. 7) ; malheureusement il n'a pas pu être mesuré pour certaines espèces.

TABLEAU 7. — Valeurs approchées de l'angle formé par les axes antéro-postérieurs de P^3 et P^4 chez différentes espèces de *Hyaenodon*.

Hyaenodon gervaisi	135°-140°
— *brachyrhynchus*	140°-145°
— *requieni*	145°-150°
— *dubius*	150°
— *rossignoli*	145°-150°
— *minor*	150°-155°
— *leptorhynchus*	155°-160°
— *exiguus*	155°-160°
— *filholi*	160°-165°

En l'absence de diastème, la latitude de mouvements est plus grande, l'excursion antéro-postérieure, possible. La morsure commence plus tôt et se poursuit plus longtemps avec participation d'un plus grand nombre de dents. Il est possible que cette disposition soit en rapport avec une spécialisation du régime alimentaire.

Molaires. — Les molaires sont remarquables par leur simplicité morphologique en relation avec un accroissement d'efficacité de la fonction coupante. La différenciation de carnassières a porté sur M^3 et M_3 auxquelles s'adjoignent des carnassières accessoires (M^1/M_2), au sens de Savage (1965). L'uniformité structurale de ces dents les oppose tout à fait aux prémolaires à très forte variabilité et rend la détermination spécifique extrêmement délicate, voire impossible à l'état isolé. La superposition des domaines de variations dimensionnelles dans les différentes espèces rend aléatoire leurs utilisations. C'est probablement la conséquence de la diversification très récente et très rapide d'un matériel hautement plastique. Elle s'est faite parallèlement à celle des Félidés et des Hyénidés, et acquiert par convergence une morphologie similaire.

1. — *Molaires supérieures.* Les molaires sont formées de deux parties essentielles : un trièdre antérieur, suivi d'une lame. Leurs tranchants forment entre eux un angle génériquement caractéris-

Source : MNHN, Paris

tique : QM^1 pour M^1 et QM^2 pour M^2 (tabl. 5). La structure primitive du trigone est encore perceptible au niveau de la première molaire, plus conservatrice, de certaines espèces. Sur les dents vierges, la fusion du paracône et du métacône en un pseudamphicône est inachevée : les sommets des deux cuspides sont distincts tandis que persiste un sillon vestibulaire. Le métacône prédomine nettement sur le paracône, celui-ci littéralement absorbé par celui-là, beaucoup plus volumineux. Le pseudamphicône ne résulte pas de la fusion de deux cuspides de volume identique, mais de l'incorporation par le métacône du paracône en cours de régression. Cette double tendance à la disparition du protocône et du paracône constitue le caractère évolutif fondamental des molaires, véritable fil conducteur dans la recherche de l'ascendance des *Hyaenodon* parmi les Proviverrinés. A la même lignée phylétique ne peuvent appartenir que des formes à petit protocône associé à un paracône moins développé que le métacône ou lui étant au plus égal.

Dans l'angle antéro-vestibulaire persiste une crête verticale, parastyle vestigial qui tend à disparaître au cours de l'Oligocène, tandis qu'à la base de la face linguale, une petite proéminence en forme de bouton représente le protocône. A l'opposé, le métastyle est toujours bien développé, comprimé vestibulo-lingualement en une lame effilée, se terminant par une pointe, sur M^1, une troncature sur M^2.

Mécaniquement le pseudamphicône constitue un pilier pyramidal, véritable contrefort, opposant une résistance aux pressions supportées par le reste de la dent lors de la mastication. La métacrista et le métastyle forment ensemble la lame supérieure des ciseaux tandis que le tiers antérieur de la dent a édifié un système d'ancrage dans le maxillaire. Le protocône, sans antagoniste, va disparaître au cours de l'évolution mais sa racine persiste toujours car elle appartient fonctionnellement au dispositif d'implantation de la dent.

De l'Éocène supérieur à l'Oligocène moyen en Europe occidentale, l'évolution des molaires supérieures chez *Hyaenodon* est marquée par la perte du protocône et du parastyle, et la formation d'un pseudamphicône. Il n'a pas pu être mis en évidence les tendances à l'accroissement de longueur du métastyle et la réduction du pseudamphicône que Savage a mentionnées chez le sous-genre *Isohyaenodon*.

La mise en parallèle du développement des différentes cuspides de la carnassière chez les félins, les hyènes et chez *Hyaenodon* fait ressortir que l'éocône des premiers n'a certainement pas la même signification fonctionnelle que le pseudamphicône des seconds (voir tableau ci-dessous) :

	Félins	Hyènes	*Hyaenodon*
Parastyle	développé	développé	régressé
éocône	comprimé	comprimé	pyramidal
Métastyle	étiré en lame	étiré en lame	étiré en lame
Protocône	partiellement régressé	développé	régressé

L'ensemble du parastyle et de l'éocône des Félidés et des Hyénidés équivaut au pseudamphicône de *Hyaenodon* qui, par sa forme pyramidale et trapue, oppose le maximum de résistance aux forces musculaires de latéralité nettement moins développées chez les Fissipèdes.

2. — *Molaires inférieures.* Les deux premières molaires, morphologiquement très semblables, se distinguent aisément de la troisième, la carnassière, plus longue et plus coupante. A M_1 et M_2, paraconide et protoconide sont subégaux ; le talonide court et bas est comprimé en un biseau épais, dissymétrique vestibulo-lingualement. Le cingulum subsiste sur la face vestibulaire du paraconide. Redressé à la verticale, il joue le rôle de butée, bloquant le talonide de la dent antérieure. Ce chevauchement partiel des dents introduit une certaine imprécision dans l'évaluation du diamètre antéro-postérieur. Il n'est pas rare d'observer, dans l'angle antéro-lingual de la base du paraconide, les vestiges d'un parastylide.

La longueur de la série des molaires a été évaluée en fonction de celle des prémolaires. L'indice

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8. — Indices de différentes espèces de *Hyaenodon* (sans tenir compte du gisement d'origine).

	L_1 100 LM/LP			L_2 100 LM_1/LM			L_3 100 LM_2/LM			L_4 100 LM_3/LM			L_5 100 LP_2/LP_4			L_6 100 LPa^dM_3/LPr^dM_3		
	N	M	Σ	N	M	Σ	N	M	Σ	N	M	Σ	N	M	Σ	N	M	Σ
H. leptorhynchus	5	58,81	8,03	17	23,76	1,56	14	31,31	2,31	15	46,02	3,37	15	108,69	5,66	16	53,80	6,46
H. requieni	3	92,69	3,10	2	20,53	1,17	3	31,09	1,57	4	46,29	2,96	14	92,45	3,99	8	55,90	5,16
H. gervaisi	4	95,95	9,26	4	20,57	2,08	6	29,95	2,58	6	47,60	2,56	11	90,58	3,01	4	60,36	2,16
H. brachyrhynchus	4	94,69	1,35	7	25,08	5,46	8	32,75	1,38	9	46,94	2,35	15	93,17	4,72	8	62,67	4,93
H. heberti				2	21,98	0,34	3	30,91	0,65	3	49,86	0,82	1	104,73	8,52	2	54,62	0,93
H. dubius	4	72,45	8,48	8	22,39	2,08	8	30,50	2,12	9	47,38	2,11	16	103,45	4,13	9	52,14	6,94
H. minor	10	83,45	7,01	6	24,37	1,23	15	30,62	2,00	15	44,32	1,96	22	96,05	4,49	11	54,35	2,88
H. rossignoli				3	25,60	1,02	4	31,62	1,00	3	42,10	1,37	12	104,78	5,08	2	67,21	1,44
H. filholi	1	68,93		10	25,82	1,27	12	30,36	1,51	11	44,51	1,32	12	105,44	7,65	11	49,05	2,06
H. exiguus	7	77,25	9,10	16	23,65	4,35	17	31,72	7,09	16	45,57	2,09	23	109,25	4,60	14	52,29	3,52
H. cayluxi				3	22,04	0,89	2	28,88	0,37	2	45,51	0,77	1	97,67	13,03	2	52,50	3,53

Source : MNHN, Paris

calculé (L_1) montre que, chez les espèces ludiennes, les deux séries sont presque égales. Mais, au Stampien moyen, l'équilibre est rompu, la série des prémolaires prédomine sur celle des molaires. L'indice n'est plus que de 77 % chez *H. exiguus*, 72 % chez *H. dubius* et 59 % chez *H. leptorhynchus*.

L'importance relative de chaque molaire par rapport à la longueur totale des molaires a aussi donné lieu au calcul d'un indice : L_2 pour M_1, L_3 pour M_2 et L_4 pour M_3 (tabl. 8).

L_2 atteint au maximum le quart de la longueur totale des molaires. Pour *H. requieni*, *H. heberti*, *H. dubius* et *H. cayluri*, il est plus faible puisqu'il varie entre 20 et 22 %. Apparemment, il n'existe pas de corrélations avec l'allongement du museau, ni avec le niveau stratigraphique.

L_3 représente un peu moins du tiers de la longueur des molaires pour toutes les espèces envisagées : cette stabilité est probablement une conséquence de sa position intermédiaire entre M_1 et M_3.

M_3 — la carnassière — diffère des précédentes par l'inégal développement du paraconide et du protoconide, ce que traduit l'indice L_4 (100 × longueur du paraconide / longueur du protoconide). Les résultats obtenus permettent de nuancer les conclusions de Schlosser, selon lesquelles le protoconide est deux fois plus long que le paraconide. Sa valeur est légèrement supérieure à 50 % dans l'ensemble sauf chez *H. filholi*. Elle est nettement plus élevée, dépassant 60 % chez *H. gervaisi*, *H. brachyrhynchus* et *H. rossignoli*, tous trois brévirostres.

Contrairement à l'observation de Savage (1965), il y a toujours un vestige de cingulum vestibulaire sur le paraconide. Le parastylide rudimentaire sur M_1 et M_2 est généralement absent sauf chez *H. minor* où il forme un ressaut d'émail à la base du protoconide.

La M_3 représente approximativement 45 % de la longueur totale des molaires ; elle est plus courte chez *H. filholi* et *H. rossignoli*, nettement supérieure chez *H. heberti*, *H. dubius* et *H. gervaisi*.

Il faut noter que les résultats obtenus au moyen des calculs d'indices font ressortir des groupements spécifiques constants comme *H. gervaisi* — *H. requieni*, *H. exiguus* — *H. leptorhynchus* — *H. filholi*, par exemple. Doit-on interpréter ces rapprochements comme l'appartenance à un même rameau évolutif ou bien comme la preuve d'une espèce unique dédoublée à tort ? Tel sera un des problèmes à résoudre au cours de l'étude spécifique.

Denture lactéale. — Les dentures lactéales ne sont pas rares, mais à quelques exceptions près (*H. requieni*, *H. exiguus*, *H. brachyrhynchus*, *H. minor*) où elles sont connues, associées à la denture définitive, il n'est pas possible de les déterminer spécifiquement. A la différence de Leche, Martin et Filhol nous nous en abstiendrons, les désignant par la mention *Hyaenodon* sp. sauf si certains éléments de la dentition définitive sont déjà en place et permettent une identification certaine comme, par exemple, le museau figuré par Filhol (1876b, fig. 79, 80) qui appartient à *H. brachyrhynchus*.

L'existence d'une denture de lait a une importance historique : c'est elle qui a permis de départager de façon irréfutable les tenants de l'origine euthérienne de *Hyaenodon* (Pictet, Gervais, Blainville, Filhol) des partisans de l'origine didelphe (Laizer & Parieu, Pomel, Laurillard, Gervais). Même après la démonstration éclatante donnée par Filhol (1876b), Gaudry (1878) soutint encore que *Hyaenodon* et *Pterodon* « participent à la fois de la nature des Marsupiaux et des Placentaires ».

Nous mentionnerons pour mémoire le genre *Pseudopterodon* créé par Schlosser (1887) et fondé sur des dents de lait isolées de *Hyaenodon*. Tout le matériel décrit et figuré par Schlosser (1887, pl. V, fig. 26, 29, 35, 36) comme appartenant à *Pseudopterodon ganodus* doit être rapporté à *Hyaenodon* sp. à l'exception de la M^3 (fig. 9) indéterminée.

La denture lactéale comprend dP^2_2, dP^3_3, dP^4_4. L'origine de la première prémolaire pose encore un problème. Osborn & Wortman (1894), Scott & Jepsen (1936) l'interprètent comme une dP^1_1 non remplacée. Ce serait donc une dent déciduale persistant à côté des permanentes. Mellett (1977) la considère comme une P^1_1. Aucun spécimen observé ne montre la première prémolaire définitive sous la déciduale. Sur la mandibule Qu 8660, le sommet de P_1 dépasse légèrement le large orifice de l'alvéole tandis que les germes de P_2 et de P_3 sont profondément enchâssés dans le dentaire ; sur une autre mandibule portant dP_2, dP_3 (cassée), dP_4, M_1 et M_2 en voie d'éruption, P_1 est incomplètement dégagée de l'alvéole, également de très grande taille.

Morphologiquement, la denture de lait est plus acérée et coupante que la dentition définitive. dP^3 est une dent triradiculée, la racine linguale est plus ou moins accolée à la racine distale et

Source : MNHN, Paris

supporte une minuscule excroissance de la couronne qui n'affecte pas la forme d'une cuspide. Si le développement du parastyle est variable, celui du métastyle est bien marqué derrière un paracône et un métacône juxtaposés.

dP^4 préfigure les molaires définitives avec un protocône vestigial, paracône et métacône jumelés parfois fusionnés, un long métastyle et un parastyle. Les prémolaires déciduales se distinguent des définitives, outre l'écartement des racines, par leur trigone plus important par rapport à la longueur du métastyle.

dP_3 est formé d'une cuspide conique comprimée, encadrée d'un paraconide plus ou moins développé et d'un talonide coupant ; sur la face linguale, le cingulum est bien apparent.

dP_4 évoque dP_3 mais avec une symétrie vestibulaire plus marquée, due au développement du paraconide. Elle annonce aussi M_1, par l'importance du protoconide, dominant le paraconide et par son talonide effilé.

Ordre d'éruption dentaire. — L'ordre de sortie des dents permanentes postcanines a pu être établi pour la mandibule : M_1, P_3, M_2, P_2, M_3, P_4, P_3, C. M_1 sort très tôt ; elle est fonctionnelle en même temps que la denture de lait, ce qui explique sa très forte abrasion chez l'adulte. M_3, inclinée à 45° par rapport à l'axe antéro-postérieur de la rangée dentaire et parallèle au bord de l'apophyse coronoïde, pousse lentement. Elle ne devient véritablement fonctionnelle que tardivement, après P_3 et P_4, quand elle est entièrement dégagée de l'apophyse coronoïde, par la croissance de la mandibule dont la partie postérieure se déroule. Pour la denture supérieure, les documents moins nombreux donnent peu de précisions. M^1 et P^1 sortent tôt, suivies de P^2, P^4, M^2 et P^3 très rapprochées.

Usure dentaire. — La denture de *Hyaenodon*, comme celle de nombreux Créodontes, porte des traces d'usure très prononcées. Filhol (1876b) et Schlosser (1887) ont été frappés par la forte et rapide abrasion des molaires, en particulier celle de M_1, allant jusqu'à l'ouverture des cavités pulpaires. Conséquence de l'éruption précoce de cette dent, son paraconide et son protoconide sont presque totalement aplanis avant la fin de la sortie de M_3. Sur de nombreuses mandibules, M_1 a été expulsée « in vivo » et la cicatrisation osseuse a comblé les alvéoles. Cette usure n'a reçu jusqu'à présent aucune explication satisfaisante, bien qu'elle soit indubitablement en rapport avec le régime alimentaire et l'ajustement des deux rangées dentaires. Mellett (1969a) a décrit, chez une espèce nord-américaine, *H. crucians*, le mécanisme qui viserait à compenser cette détérioration excessive. Chez les Fissipèdes, l'efficacité du tranchant des carnassières dépend de leur degré de contact. Par le jeu des ligaments, articulations et muscles, un certain ajustement intervient lors de l'occlusion. Si l'usure est plus forte que l'ajustement, comme chez *Hyaenodon*, un espace se développe entre les carnassières qui perdent de leur efficacité. Pour maintenir un étroit contact entre elles, et excercer leur fonction, les molaires supérieures effectuent progressivement une rotation vestibulo-linguale qui se poursuit jusque chez des individus très âgés, où, selon Mellett, il atteindrait une amplitude de 90° : « A ce stade, tout l'émail de la couronne ayant disparu, les carnassières inférieures affrontaient les racines dénudées des molaires supérieures » [1]. Mellett ajoute que ce processus est limité aux molaires supérieures, qu'il n'y a pas de rotation compensatrice à la mandibule, qu'il n'existe pas chez les Fissipèdes mais qu'il l'a également observé chez d'autres Hyaenodontinae (*Hemipsalodon*), un Oxyaenidae (*Patriofelis*) et un Marsupial à grandes canines du Pliocène. L'expression dispersée de ce phénomène dans des taxons phylétiquement très différents et sa fréquence font écarter l'éventualité d'une malformation pathologique ; chez *Hyaenodon*, il revêt une forme et une ampleur inhabituelles.

On peut observer le développement progressif des facettes d'abrasion dont l'orientation se modifie au cours de la vie individuelle : vestibulo-linguales en haut, linguo-vestibulaires en bas, et aussi antéro-postérieures. En fait, l'usure affecte la totalité de la surface occlusale, mais de façon différentielle. L'inclinaison des facettes d'usure est très supérieure à l'angle de rotation dentaire ; il n'y a pas compensation totale d'un phénomène par l'autre, en dépit de l'ajustement effectué par les muscles, les ligaments et les articulations. Le déséquilibre a pour conséquence l'abrasion de l'émail et de la dentine jusqu'aux cavités pulpaires. Si la rotation atteignait 90°, comme le pense Mellett, les racines des molaires seraient

1. traduct. Mellett, 1969, p. 288-289.

Source : MNHN, Paris

complètement déchaussées. En fait, la rotation pour les espèces européennes serait de l'ordre de 5° à 10° ; elle est accompagnée (ou provoquée) par une extrusion progressive des dents, molaires et prémolaires, amenant une part non négligeable de la racine au-dessus du niveau des alvéoles. Chez *H. dubius*, (Au 2437), la racine dépasse presque du double la hauteur de la couronne subsistante (7 mm/4 mm). Chez les sujets très âgés, la version dentaire pourrait occasionner l'éclatement de la paroi alvéolaire vestibulaire du maxillaire, qui laisse apparaître les racines des molaires, parfois sur toute leur hauteur.

La croissance prolongée des racines pourrait être à l'origine de ce déplacement. A la suite des recherches de Kovacs (1971) en particulier, on sait que la racine continue à s'accroître d'environ 1/3 de sa longueur après que la dent soit entrée en fonction. Cette proportion varie en fonction des genres et des régimes alimentaires : elle est plus forte chez les omnivores, plus faible chez les carnassiers. Sur les radios (pl. XVII, fig. 1, 2, 4), se décèle non seulement la grande longueur des racines mais aussi leur incurvation vestibulaire ou linguale, et l'accroissement de leur diamètre. Macroscopiquement, la zone de croissance postocclusale se distingue par sa surface plus rugueuse que le reste de la racine.

Les données manquent pour tracer la limite entre ce qui est caractéristique de *Hyaenodon* et ce qui est propre à l'évolution dentaire et radiculaire des Mammifères Placentaires. Dans l'état actuel des connaissances, *Hyaenodon* ne fait peut-être que pousser à l'extrême un processus commun à l'ensemble des Euthériens.

La rotation *ad linguam* des molaires supérieures est accompagnée d'une inflexion *ad vestibulum* des inférieures, qui a été observée chez *H. brachyrhynchus*, *H. dubius* et *H. exiguus*. Mellett en rejetait l'éventualité à cause de la symphyse ossifiée, bien que, d'après les travaux de Gaspard (1965b), il n'y ait pas de relations entre rotation dentaire et ossification de la symphyse. Ce mouvement est pourtant indispensable pour maintenir l'articulé dentaire lors de l'occlusion ; en son absence, l'inclinaison des facettes d'usure des molaires inférieures se serait approchée de 90° et les carnassières alors aplaties n'auraient plus été aptes à remplir leur fonction sécante. Chez *H. dubius* (Au 2437), la déclivité est de l'ordre de 50-60°.

D'après Mellett, il n'existe pas de semblable rotation chez les Fissipèdes, car leur laxité symphysaire, plus grande que celle de *Hyaenodon*, leur permet de légers mouvements autour d'un axe antéro-postérieur. Selon Gaspard (1971), chez les Félidés, où les deux hémimandibules tendent à se souder, il y a perte des mouvements de torsion de la mandibule ; reste la mobilité dans le sens transversal. Or tous les Fissipèdes combinent une disposition hélicoïdale du corps mandibulaire, de la rangée dentaire et un mode d'éruption *ad linguam* des molaires inférieures à des mouvements masticateurs hélicoïdaux, grâce à des mécanismes anatomiques et physiologiques spécialement adaptés. Chez *Hyaenodon*, la disposition hélicoïdale de la mandibule reste à mettre en évidence, mais les mouvements de latéralité étaient importants ; les ptérygoïdiens internes provoquaient par leur contraction un mouvement de « bascule » au cours duquel les biseaux des molaires entraient en contact au cours de l'occlusion. Par ailleurs, si la disposition alterne des prémolaires supérieures et inférieures forme un verrouillage limitant tout mouvement antéro-postérieur, un ajustement latéral pouvait offrir un jeu suffisant entre les dents des deux rangées antagonistes.

Ainsi, *Hyaenodon* utilisait ses carnassières d'une façon particulière, peut-être en rapport avec un régime carné comportant une proportion importante de masses viscérales tendineuses que négligent habituellement les autres carnassiers.

* * *

En dépit de sa formule dentaire conservatrice, *Hyaenodon* a développé une forte spécialisation dentaire marquée par une simplification structurale de plus en plus poussée, au niveau des éléments linguaux fondamentaux de la molaire tribosphénique (paracône, protocône, métaconide, taloníde), au profit des vestibulaires dont l'efficacité s'est trouvée accrue par l'adaptation des mécanismes fonctionnels musculaires et articulaires.

Source : MNHN, Paris

ESPÈCES LUDIENNES

HYAENODON REQUIENI Gervais, 1848-1852

Syntypes. — Originellement, Gervais (1846, 1848) attribue par erreur, à une espèce nouvelle de *Pterodon*, des débris osseux et des dents trouvés à La Débruge et à Euzet-les-Bains. Dans Zoologie et Paléontologie française (1848-1852, pl. 11, fig. 1-6 ; pl. 12, fig. 4-6 ; pl. 15, fig. 2 ; pl. 24, fig. 7-9 ; pl. 25, fig. 5-8), il rectifie sa détermination générique antérieure qui devient *Hyaenodon requieni*. Malheureusement, il ne désigne pas expressément d'holotype dans ce matériel hétérogène provenant de deux gisements différents. Tous les spécimens figurés, à l'exclusion de ceux se rapportant à *H. brachyrhynchus*, ont donc valeur de syntypes ; il s'agit de dents isolées, de fragments de mandibule et de maxillaire (pl. 11, 24 et 25). La majeure partie de la série type est encore conservée dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle. Nous proposons d'ériger en lectotype (pl. XVIII, fig. 1a et b) le fragment de mandibule gauche d'Euzet-les-Bains, mutilé depuis sa figuration par Gervais et portant l'alvéole de P_2, la P_3 et la P_4, bien qu'il soit notoirement insuffisant pour identifier sans ambiguïté cette espèce. Pour pallier cette lacune, il sera fait appel au matériel conservé au département des Sciences de la Terre à l'Université Cl. Bernard à Villeurbanne, qui avait fait l'objet de l'étude de Depéret dans sa monographie sur le gisement d'Euzet-les-Bains. Il conviendrait de pouvoir désigner, dans cette série, un type complémentaire qui pourrait être l'hémimandibule gauche 6392. Malheureusement, elle ne peut pas bénéficier du statut de néotype, le Code international de Nomenclature stipulant que celui-ci ne peut être désigné qu'en cas de destruction ou de perte de tous les paratypes ou tous les syntypes. De toute évidence il n'a pas été envisagé l'éventualité de mutilation entraînant l'incapacité de reconnaître les caractères spécifiques.

Synonymie. — *Pterodon requieni* Gervais, 1846.
Pterodon requieni Gervais, 1848.
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais, 1848-1852.
Hyaenodon requieni Gervais *in* Filhol, 1876b.
Hyaenodon heberti sensu Lydekker, 1885.
pro parte *Hyaenodon heberti* Filhol *in* Schlosser, 1887.
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais *in* Martin, 1906.
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais *in* Depéret, 1917, (pl. XXII, fig. 3 ; pl. XXIII, fig. 2).
Hyaenodon heberti mut. *euzetensis* Depéret, 1917, (pl. XXII, fig. 1-2 ; pl. XXIII, fig. 1).
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais *in* de Bonis, 1964.

Gisements. — Fons 4 (Gard), Roc de Santa (Espagne), Euzet-les-Bains (Gard), La Débruge (Vaucluse), Phosphorites du Quercy dont Perrière. Peut-être Frohnstetten ; Möbren 2 et Weissenburg 9 (Allem. féd.) ; Obergosgen, Gosgen Kanal (Suisse).

Niveau-repère. — Euzet-les-Bains, Ludien inférieur.

Répartition stratigraphique. — Ludien.

Remarque. — Schlosser (1887), voulant rectifier l'erreur de Gervais, en crée une autre : il rejette *H. requieni* et partage le matériel de Gervais entre les espèces *H. brachyrhynchus* et *H. heberti*. Martin (1906) corrige les déterminations de Schlosser et rétablit *H. requieni* dans lequel il distingue une grande et une petite variétés. Cette distinction est partiellement entérinée par Depéret, qui estime que « les passages graduels montrés par le tableau de mesures n'étaient pas très favorables à une aussi radicale séparation » entre deux races. Mais, il écarte l'éventualité de la présence de *H. brachyrhynohus*, à La Débruge, que Martin avait maintenue à la suite de Schlosser.

Source : MNHN, Paris

Diagnose. — *Hyaenodon* de grande taille (voisine de celle du lion actuel, mais avec des proportions différentes). Longueur totale des molaires inférieure à celle des prémolaires.

Prémolaires caractérisées par un cingulum large et lisse, formant un épais bourrelet à la base de la couronne et ne se soulevant jamais à la rencontre des crêtes antérieures et postérieures, issues de l'éocône ou de l'éoconide et par un épaississement postéro-lingual, à l'exception de P_4.

P^1 et P^2 séparées par de courts diastèmes ; P_1 uniradiculée ; P_2 courte et haute, en forme de crochet ; P_3 basse et longue ; P_4 aux bords antérieur et postérieur parallèles sur la moitié de la hauteur de la face vestibulaire ; angle des axes antéro-postérieurs de P^3 et P^4 variant entre 145 et 150°. Protocône carré à P^4. Molaires supérieures au protocône réduit et au métastyle fortement concave.

Description

Denture

A. — *Denture supérieure*

(pl. XVII, fig. 2a et 2b)

A la mâchoire supérieure comme à la mandibule, le bourrelet cingulaire forme une large bande lisse et saillante circonscrivant toute la base de la couronne des prémolaires.

Prémolaires.

P^1, biradiculée, n'offre aucune particularité.

P^2. En face vestibulaire, le plan interradiculaire coïncide avec le plan de symétrie de la couronne. Son bord postérieur est faiblement concave. La proéminence linguale se situe à la limite de l'éocône qui est suivi d'un rebord surmonté d'une minuscule cuspide, comprimée vestibulo-lingualement.

P^3 a une racine distale forte, conséquence du développement d'une protubérance linguale. Implantée obliquement par rapport à l'axe longitudinal de la rangée dentaire, elle forme avec P^4 un angle de 145° environ ; le métastyle comprimé, entouré d'un cingulum coupant, déborde sur la face externe du maxillaire.

P^4 possède un protocône, en forme de lobe carré, bas, situé à égale distance des deux extrémités de la dent. Sa surface occlusale est plane ou subconvexe ; elle est bordée d'un cingulum tranchant qui se prolonge de part et d'autre sur toute la face linguale. Le rebord postérieur, redressé en crête contre l'éocône, atteint les 2/3 de la hauteur de ce dernier.

Molaires. — Sur la M^1 des jeunes sujets, les sommets du paracône et du métacône restent distincts sur 1 mm environ ; sur la deuxième molaire, le pseudamphicône est complètement achevé. Le métastyle n'est pas aligné sur le pseudamphicône : sa face vestibulaire est fortement concave et son extrémité distale se recourbe en crochet. Bien que le protocône soit très réduit, sa racine demeure très écartée de la base du pseudamphicône. Le parastyle, petit sur M^1, se transforme, sur M^2, en une crête aiguë qui, perdant toute individualité, rejoint l'arête antéro-vestibulaire du pseudampbicône.

B. — *Denture inférieure*

(pl. XVII, fig. 1a et b, 3a et b)

Prémolaires.

P_1 uniradiculée, a une forme particulière, basse, trapue, avec sa racine déportée vers la face distale. Sa face linguale est fortement convexe.

P_2 possède une proéminence postéro-linguale qui lui confère un contour trapézoïdal.

P_3 est une dent à talonide bas, et conique, plus longue que haute. Il n'y a pas de parastylide à proprement parler, mais à son emplacement, un épaississement triangulaire qui reçoit une crête issue de l'éoconide.

P_4 est remarquable par le parallélisme de ses bords antérieur et postérieur, sur la face vestibu-

Source : MNHN, Paris

laire. Son talonide, en crête épaisse horizontale, n'est pas serré contre l'éoconide. Le parastylide, rarement individualisé, est de même hauteur que le talonide.

Molaires.

Le talonide de M_1 est aussi épais que le protoconide.

M_2 et M_3 conservent sous le protoconide, des vestiges du cingulum lingual (dans le prolongement du talonide pour M_2).

Sur plusieurs individus, à mi-hauteur de la face linguale du protoconide de M_2, se détache une crête qui rejoint le cingulum ; il s'agit de l'ultime trace du métaconide. En revanche, on n'observe jamais de talonide vestigial.

Affinités

Les diagrammes de dispersion des dents (fig. G18 à 26) donnent une vision différente de la conception de Depéret : ils apportent la confirmation de l'existence de deux espèces, à Euzet et à La Débruge, et n'y ont pas été reconnus, malgré l'affirmation de Schlosser (1887). Martin (1906) restitue à *H. brachyrhynchus* quelques pièces de Gervais (1848-52, **pl. 11**, fig. 6 ; pl. 24, fig. 7, 8 ; pl. 25, fig. 7, 8) et distingue dans le reste deux variétés de *H. requieni*, une grande présentant des affinités avec *H. ambiguus*, une petite, apparentée à *H. gervaisi*. Martin ajoutait : « On ne peut douter que *H. requieni*, *H. ambiguus* et *H. brachyrhynchus* forment un groupe génétique » [1]. Mais, par ailleurs, il semble avoir été gêné par la durée « anormalement » longue du rameau *H. brachyrhynchus*, s'il était apparu à La Débruge pour s'éteindre durant le Stampien moyen (Rabastens).

Depéret (1917) rejette les vues de Schlosser et de Martin en ce qui concerne la présence de *H. brachyrhynchus* à La Débruge, mais adopte la distinction de *H. requieni* en deux variétés, qu'il transforme en races, estimant que les différences de taille étaient trop fortes pour exprimer des variations sexuelles ou individuelles. Il en fait l'élément majeur d'une lignée brévirhynque à évolution rapide par augmentation de taille, durant la fin de l'Éocène supérieur et indépendante de *H. brachyrhynchus* appartenant à un autre rameau.

Les diagrammes de dispersion des dents (fig. G18 à 26) donnent une vision différente de la conception de Depéret : ils apportent la confirmation de l'existence de deux espèces, à Euzet et à La Débruge, qu'avaient pressenties Schlosser et Martin. C'est au niveau de P^3, P^4 et M_3, plus longues, que la distinction se manifeste de la façon la plus évidente.

Évolution. — Les plus anciens *H. requieni* connus proviennent de gisements d'un âge un peu antérieur à celui d'Euzet-les-Bains : Fons 4 (Gard) et Roc de Santa (Espagne). Les trois individus dénombrés à Fons 4 montrent qu'ils n'ont pas tout à fait atteint le stade évolutif de ceux d'Euzet ; ils en diffèrent par une plus petite taille, ce qui les place sur les diagrammes, entre *H. brachyrhynchus* et *H. requieni* (fig. G18 à G26). Le cingulum lingual des prémolaires est plus apparent, la proéminence linguale de P^3 mieux individualisée ; M^1 possède encore un véritable protocône, d'où sa forte épaisseur, tandis qu'à M_3 une courte côte sur le protoconide marque l'emplacement du métaconide. Ces individus seraient donc un peu plus primitifs.

A Roc de Santa, la présence de cette espèce est attestée par une M_3 très usée, que Casanovas (1975) avait attribuée à *H. heberti*. La M^2 a creusé sur la face vestibulaire une profonde vallée entre paracoonide et protoconide rendant toute mesure très approximative (non portée sur le diagramme).

A partir de Fons 4, l'évolution dentaire de *H. requieni* est marquée par une augmentation générale de la taille, (sauf pour M^1 dont s'accentue la réduction du protocône) qui se maintient au-delà de La Débruge et continuera à se manifester modestement chez le descendant oligocène *H. gervaisi*, terme de sa lignée évolutive.

H. requieni a été l'élément dominant parmi les carnassiers d'Euzet-les-Bains car, contrairement à ce qu'a avancé Depéret (1917), *H. heberti* n'existe pas à Euzet, même sous la forme d'une mutation ascendante ; il a interprété comme caractères spécifiques, des déformations provoquées par la fossilisation ou par une restauration inexacte.

1. trad. p. 476.

Source : MNHN, Paris

Après la forte poussée de croissance de Fons 4 à Euzet, succède d'Euzet à La Débruge, un accroissement plus modéré et différentiel. A La Débruge, tandis que les molaires s'affinent et s'allongent, les prémolaires s'épaississent. Il faut y voir l'amorce de la voie nouvelle dans laquelle s'engage *H. requieni* et qui le mènera à donner naissance à *H. gervaisi*, aux prémolaires remarquablement robustes.

Quant aux individus des phosphorites, il serait hasardeux de vouloir tirer des conclusions évolutives précises de leur répartition, dans l'ignorance de leur niveau stratigraphique. Dans l'ensemble, ils n'occupent pas une position privilégiée sur les diagrammes, mais rentrent dans le domaine de variation de *H. requieni* d'Euzet, à proximité des plus petits de ses représentants. Il est probable que, comme à Perrière (pl. XVII, fig. 2a et b), le matériel provient de niveaux stratigraphiques contemporains de la zone d'Euzet et antérieurs à La Débruge. Une certaine évolution se décèle sur la quatrième prémolaire supérieure. Sa diminution d'épaisseur correspond à une régression du protocône. Celui-ci perd son individualité, le cingulum a disparu et les limites avec l'éocône s'estompent ; il y a maintenant passage progressif de l'un à l'autre.

H. requieni est aussi présent en Allemagne, à Möhren 2 et à Weissemburg 9. Ce dernier gisement serait un peu plus récent que Montmartre et antérieur à Sainte-Néboule, Lostange et Rosières 2 (Lot) à moins que cette espèce ait persisté plus longtemps en Bavière.

Origine. — Depéret pense que l'origine de *H. requieni* devrait être recherchée du côté de celle de *H. heberti*, espèce également de grande taille, dont le museau allongé lui semble caractériser une disposition plus primitive que celui renfrogné. Il paraît peu probable que ces deux espèces aient eu des relations particulièrement proches. En revanche, *H. requieni* et *H. brachyrhynchus* possèdent de nombreux caractères communs qui suggèrent une étroite parenté et vraisemblablement, tous deux dérivent de la même souche.

La phylogénie de ce rameau de *Hyaenodon* est donc plus simple que ne la supposaient et la retraçaient les anciens auteurs. Elle ne comprend qu'un seul rameau (au lieu des deux « sous-rameaux parallèles » de Martin correspondant à une grande et une petite race) dans lequel prédominent deux tendances : accroissement de taille des dents et raccourcissement du museau, marqué par la régression de P_1 et la disparition des diastèmes séparant les prémolaires.

Stratigraphiquement, *H. requieni* est l'une des espèces les plus anciennes, avec *H. brachyrhynchus* et *H. minor* en Europe occidentale. La comparaison avec ces dernières permet de mettre en évidence les caractères dentaires plésiomorphes :

— développement subégal de la série des prémolaires et des molaires,
— importance du cingulum,
— P2 courtes, hautes, en crochet,
— expansion linguale de P^3,
— protocône de P^4, fort, bas et carré,
— concavité marquée du métastyle des molaires supérieures,
— fusion inachevée du paracône et du métacône,
— vestige de métaconide à M_3.

La persistance, même accidentelle, de ce dernier caractère constitue un indice important, non négligeable dans la recherche de la forme originelle de *Hyaenodon* à partir des Proviverrinae. La disparition du métaconide de M_3 serait survenue tardivement. C'est pourquoi les jalons de l'Éocène inférieur (*Francotherium*, *Oxyaenoides*), proposés jusqu'à présent comme ayant pu jouer ce rôle, paraissent déjà trop évolués sous ce rapport, ayant perdu toute trace de métaconide.

Parmi les individus quercynois, certains (Ma 12, M 7486, PLV 84, A.M.N.H. 11049) présentent une morphologie assez différente du *H. requieni* typique, mais ils s'insèrent très bien dans les diagrammes de variations. Évoquant à la fois *H. gervaisi* et *H. brachyrhynchus*, ces fragments de mandibules (pl. XVII, fig. 3 a et b) semblent résulter de la juxtaposition de caractères masquant en partie leurs affinités réelles. De *H. gervaisi*, ils ont acquis le chevauchement des prémolaires, la rectitude du dessin d'émail à la base de la couronne, la préfossside de M_3 largement ouverte ; de *H. brachyrhynchus*, ils ont gardé l'ébauche de parastylide, l'implantation oblique de P_2, l'élargissement postéro-lingual modéré,

Source : MNHN, Paris

le bord antérieur coupant des prémolaires. L'élément caractéristique est le pincement en une crête aiguë du bord antérieur du paraconide de P_4, un peu au-dessus de la base de la couronne dépourvue de toute formation parastylaire, à un niveau inférieur à celui du talonide et conférant à la dent un profil très asymétrique.

La saillie de la base de la couronne au-dessus des racines, est moins développée que chez *H. requieni*, mais, ils conservent le contour vestibulaire anguleux caractéristique de P_4.

Nous considérons ces individus comme des variants de *H. requieni*, chez lesquels sont apparus accidentellement, des caractères de *H. gervaisi* et de *H. brachyrhynchus*. Il ne paraît pas nécessaire de les distinguer comme une espèce nouvelle, malgré leur morphologie aisément reconnaissable.

HYAENODON GERVAISI Martin, 1906

Syntypes. — Une voûte palatine incomplète avec prémaxillaires et maxillaires, portant à gauche, les racines de I^1, I^2 et I^3, la canine, l'alvéole de P^1 et P^2, P^3, P^4 ; à droite, les alvéoles de I^1, I^2, I^3, C, et P^1 puis P^2, P^3, P^4 et les molaires (pl. XIX, fig. 1a et b).

Une mandibule dont les deux branches montantes sont brisées, avec la série dentaire droite, complète à partir de la canine et la gauche sauf la canine et les deux premières prémolaires (pl. XX, fig. 3a et b). Rien ne permettant d'affirmer que ces deux pièces ont appartenu au même individu, nous choisissons la mandibule comme lectotype.

Elles sont conservées au Palais Longchamp à Marseille. L'indication manuscrite de leur gisement d'origine « Argiles de St-Louis » est probablement erronée, car dans ce site n'ont été signalés que des travertins d'âge plus récent (communication personnelle E. Bonifay). C'est sans doute la raison pour laquelle Gervais et Martin n'ont pas tenu compte de cette mention et les ont désignés comme provenant de St-Henri.

Derivatio nominis. — Martin dédia l'espèce à Gervais qui avait décrit et figuré ces restes pour la première fois, sous la dénomination *Hyaenodon* sp., (1867-69, p. 161 et pl. 27, fig. 1, 1a, 2, 2a).

Synonymie. — *Hyaenodon heberti* Filhol *sensu* Schlosser, 1887.
Hyaenodon ambiguus Martin, 1906 (pl. XVIII, fig. 3, 4).
Hyaenodon requieni Gervais *sensu* Jehenne, 1965.

Niveau-repère. — Argiles de St-Henri, Stampien supérieur.

Gisements. — Phosphorites du Quercy dont Les Rosières et Rigal-Jouët ; Saint-Capraise-d'Eymet (Dordogne), La Milloque (Lot-et-Garonne) et Dieupentale (Tarn-et-Garonne). Möhren 19 et peut-être Frohnstetten [1].

Répartition stratigraphique. — Ludien supérieur à Stampien supérieur.

Diagnose. — *Hyaenodon* de taille supérieure à *H. requieni*, chez lequel le raccourcissement du museau et l'augmentation du volume absolu des dents ont perturbé la disposition habituellement alignée des prémolaires, remplacée par leur chevauchement partiel. P^1 décalée vers le milieu du palais ; P^2 et P^3 à implantation oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur de la mâchoire, ce qui explique le pseudo-espacement de leurs homologues inférieures. Toutes trois ont toujours leur flanc postéro-lingual dilaté en une excroissance caractéristique, et le bord postérieur de leur cuspide centrale peu concave, la sinuosité interradiculaire de l'émail atténuée faisant place à un dessin rectiligne ; protocône de P^4 tendant à régresser tandis que P_4 acquiert une forme ailée par développement du parastylide aussi volumineux que le talonide. Pseudamphicône des molaires supérieures presque achevé, avec protocône et parastyle fortement régressés. Le resserrement remarquable des prémolaires affecte également les molaires inférieures qui se superposent partiellement.

1. Schlosser a attribué à *H. heberti* une M_3 qu'il rapproche de celle de l'holotype de *H. gervaisi*, ainsi qu'une phalange de Vehringendorf, figurée par Jäger (pl. III, fig. 11), dont la détermination spécifique est, pour le moins, incertaine.

Source : MNHN, Paris

Description

Martin a défini *H. gervaisi* comme une espèce de grande taille, brachyrhynque. En fait, ni le maxillaire ni le dentaire ne sont particulièrement transformés par le raccourcissement de la face. Les caractères, spécifiques selon Martin (trajet subvertical de la suture prémaxillaire-maxillaire, brièveté du prémaxillaire, maxillaire abrupt, incurvé derrière la canine, grande profondeur de la fosse massétérine), se retrouvent chez les autres espèces d'*Hyaenodon* à museau court ; mais le raccourcissement, de très forte amplitude, provoque un chevauchement dentaire caractéristique.

Denture

A. — *Denture supérieure*
(pl. XVIII, fig. 1 et pl. XIX, 1)

Prémolaires.

P^1 est une dent courte, conique et épaisse. Le raccourcissement de la rangée l'a refoulée lingualement, la canine et la P^2 la masquent en partie, en face vestibulaire. Elle est implantée par deux racines inégales, étroitement juxtaposées dans un alvéole unique qui porte, sur son bord lingual, une épine osseuse, vestige de la dualité originelle.

P^2 est plus haute que longue car son bord postérieur s'étire peu. Sur le tiers de la hauteur du bord antérieur de l'éocône, faiblement crochu, s'individualise une crête qui rejoint le cingulum en formant un ressaut triangulaire. Un important épaississement caractéristique accroît fortement le diamètre vestibulo-lingual de sa moitié postérieure.

Sur quelques spécimens dont le type, l'éocône est suivi d'une petite cuspide globuleuse surmontant le large cingulum postérieur.

P^3 occupe une position particulière dont l'obliquité semble augmenter au cours du temps. Son axe antéro-postérieur fait avec celui de P^4 un angle voisin de 140° chez deux spécimens venant du Quercy et n'atteint plus que 133° sur le type. Ses relations avec les prémolaires voisines peuvent se comparer à la disposition imbriquée des tuiles d'un toit ; le bord antérieur est partiellement caché par P^2 alors que le métastyle, saillant sur la face externe du maxillaire, recouvre plus ou moins la région parastylaire de P^4.

Comme à P^2, dans l'angle antéro-lingual, le cingulum s'épaissit, constituant une ébauche de parastyle de forme isocèle qui reçoit une crête effilée, issue de l'éocône.

En contrebas de l'éocône, l'expansion linguale volumineuse occupe une position reculée. A cause de cette dilatation, la racine postérieure se renforce et un sillon y délimite une partie linguale d'une partie vestibulaire.

Le métastyle est épais, nettement plus haut que le parastyle. Ceinturé d'un large cingulum crénelé, il est surmonté d'un denticule conique au sommet comprimé en une lame épaisse.

P^4 est, avec P^3, une des dents les plus caractéristiques de la série dentaire jugale supérieure. Elle est pratiquement dépourvue de parastyle ; un relief triangulaire du cingulum, plaqué contre la face antérieure, en tient lieu. Au-dessus s'élève le bord pincé en une crête aiguë. Le bord postérieur se prolonge en une haute lame épaisse dont l'aspect rappelle celui de *H. requieni*.

Le protocône n'occupe pas la position médiane, entre les deux extrémités de la dent, qui s'observe chez les autres espèces de *Hyaenodon* ; il est déporté vers la moitié postérieure comme s'il avait subi une torsion (pl. XIX, fig. 3). Il est moins bien individualisé et moins volumineux que celui de *H. requieni* et ses limites avec l'éocône comme avec la lame postérieure s'estompent, d'où un passage progressif de l'un à l'autre.

Le cingulum irrégulier et discontinu ne persiste pas à la base de la face postérieure du protocône.

La surface linguale de l'éocône n'est pas régulièrement convexe mais formée de deux facettes planes s'affrontant en un dièdre d'environ 120° et dont une côte plus saillante que sur P^3 marque l'arête commune.

Source : MNHN, Paris

Molaires. — La fusion du paracône et du métacône n'est pas tout à fait achevée à la première molaire où un court sillon vestibulaire sépare encore le sommet du paracône du métacône ; sur M^2, une dénivellation de l'arête antéro-vestibulaire du pseudamphicône pyramidal marque la dualité d'origine. Le parastyle a presque totalement disparu ; granulaire sur M^1, il s'incorpore à la base de la couronne de M^2.

La régression du protocône est totale ; seule subsiste sa racine logée dans un alvéole, contigu à celui postérieur de P^4. Les métastyles sont semblables à ceux de *H. requieni* : celui de M^1, au tranchant horizontal à peine ondulé, s'effile en une pointe atteignant les 4/5 de la hauteur du pseudamphicône de M^2 alors que celui de M^2, concave, tronqué, se termine par un crochet vestibulaire. Leurs faces linguales, planes, prolongent celles du pseudamphicône. A la base de la couronne, l'émail décrit un arc de cercle régulier, à peine altéré par l'espace interradiculaire.

B. — *Denture inférieure*
(pl. XVIII, fig. 2 et 3)

Prémolaires.

P_1 est une dent uniradiculée, à l'alvéole plus large que long. Elle est en forme de bouton, avec un bord antérieur, tronqué et un postérieur, court. Son flanc postéro-lingual s'épaissit fortement, d'où une assymétrie très marquée entre les deux faces, vestibulaire et linguale.

Sur PQ 56, cette dent a disparu et un court diastème sépare la canine de P_2.

P_2. Très vraisemblablement, le raccourcissement de la rangée dentaire est responsable du changement d'orientation de P_2 dont les deux alvéoles recoupent obliquement vestibulo-lingualement, l'axe antéro-postérieur de la série dentaire. Son épaississement postéro-lingual lui confère une section ovalaire ; il est cependant moins fort que celui de P^2. Il n'y a pas de taloníde et le bord postérieur concave est court.

Entre P_1 et P_2 sont ménagés de petits intervalles, où prenait place le sommet de la dent antagoniste.

P^3 est caractérisée par la présence d'un élargissement lingual à la limite taloníde-éoconide, en contrebas de ce dernier. Par rapport à la P_3 de *H. requieni*, il y a un changement radical de proportions : elle est plus épaisse et plus haute pour une longueur comparable.

Le parastylide, proéminence triangulaire plaquée sur la face antérieure, est en continuité avec le cingulum crénelé qui court jusqu'à l'extrémité du talonide. Celui-ci, très épais, est séparé de l'éoconide par un sillon qui atteint le cingulum. Sur Qu B 807, le talonide est totalement rejeté sur la face vestibulaire recouvrant en partie le parastylide de P_4 pourtant remarquablement développé ; sur les autres spécimens, il se place normalement contre la face antérieure de P_4.

En vue vestibulaire, parastylide et talonide, encadrant l'éoconide, tendent à donner à la dent une forme symétrique aux bords subparallèles.

P_4 a également une morphologie typique, due cette fois au développement d'un parastylide en lame horizontale, de même hauteur que le talonide, mais seulement égal à la moitié de sa longueur. Ensemble, ils encadrent l'éoconide et lui donnent une forme ailée tout à fait caractéristique.

L'élargissement lingual est modéré, moins abrupt que sur les autres prémolaires.

Le talonide, lame redressée à la verticale comme chez *H. requieni*, atteint la moitié de la hauteur de l'éoconide.

La base linguale de la couronne est soulignée par les larges festons du cingulum haut et lisse. Malgré les arêtes effilées de l'éoconide, il se dégage de l'ensemble de la dent une impression de rondeur due à la forte convexité de sa surface, saillante au-dessus des racines.

Comme à la mâchoire supérieure, c'est sur les prémolaires que l'empreinte spécifique apparaît le plus ; aux deux premières, courtes et espacées, s'opposent P_3 et P_4 se chevauchant et devenant symétriques. Toutes possèdent une dilatation postéro-linguale et un cingulum apparent. Plusieurs individus montrent une tendance à la disparition des sinus interradiculaires au profit d'un dessin rectiligne de la base de la couronne.

Molaires. — Individuellement, les molaires n'offrent pas une morphologie foncièrement distincte

Source : MNHN, Paris

de celle des autres espèces de *Hyaenodon*. Leur uniformité s'oppose à l'originalité des prémolaires. Leur recouvrement successif partiel constitue le critère spécifique par excellence [1].

Comme chez la plupart des espèces de *Hyaenodon*, M_1 est très usée. Sur PQ 56, l'abrasion a mis à nu les cornes pulpaires et creusé un sillon sur la racine postérieure.

M_2 est, souvent, en aussi piètre état que la précédente. Il se peut que le talonide ait été moins long, proportionnellement au trigonide, que chez *H. requieni*, amorçant une régression [2]. Sur la face linguale, sous la vallée séparant le paraconide du protoconide à la base de la couronne, persistent, sur le type et SO 6-1, des vestiges du cingulum.

M_3 demeure en partie enchâssée dans la base de l'apophyse coronoïde, sur SO 6-1 et sur le type, alors que M_2 est déjà fortement abrasée. La dernière molaire devait entrer tardivement en fonction, à moins qu'elle ait disposé d'un espace alvéolaire restreint, après son éruption. Dans ce cas, le raccourcissement de l'espace réservé aux molaires pourrait être plus important que nous l'avons dit.

Sur le type, le cingulum lingual s'estompe et il fait place à une série de granulations à partir du paraconide.

Discussion

En même temps que *H. gervaisi*, Martin crée une autre espèce, *H. ambiguus* (1906, pl. 17, fig. 3, 4, 7) pour une mandibule et un maxillaire des Phosphorites, qui lui semblent se distinguer par des dimensions très supérieures. A priori, rien ne garantissant la validité de cette association dont les éléments proviennent de deux localités différentes du Quercy (Concots et Servanac), nous envisagerons séparément leurs relations avec *H. gervaisi*.

A la mandibule (Qu B 807), les prémolaires occupent un espace plus court que celles de *H. gervaisi*, car leur chevauchement est plus important. L'épais et long talonide de P_3, déporté sur la face externe du dentaire, recouvre totalement le parastylide de P_4. Leur cingulum lingual participe largement d'une part à l'accroissement de leur diamètre vestibulo-lingual postérieur, d'autre part à la formation des lames du parastylide et du talonide. Contrairement à l'opinion de Martin, cette mandibule ne s'écarte pas fondamentalement de celle de *H. gervaisi* et elle ne l'excède pas particulièrement en taille ; tous les diamètres dentaires rentrent dans les domaines de variations de *H. gervaisi* (fig. G24 à 26).

Du point de vue morphologique, les différences observées portent sur l'importance du cingulum lingual ainsi que du parastylide allongé et tranchant. Un cingulum bien individualisé existe déjà chez *H. requieni* et *H. brachyrhynchus* du Ludien inférieur et moyen ; ici, non seulement il persiste mais il se renforce et s'affûte. Quant au parastylide, son développement se montre extrêmement variable chez la plupart des espèces de *Hyaenodon* et, à notre avis, il ne constitue pas un caractère spécifique valable mais une tendance évolutive du genre. En conséquence, il nous semble qu'il n'y a pas d'argument valable pour maintenir une distinction spécifique entre *H. gervaisi* et la mandibule de *H. « ambiguus »*, d'autant qu'il est possible d'établir des transitions morphologiques entre eux, à l'aide de SO 6-1 et Qu 8659, par exemple.

Le maxillaire type de *H. « ambiguus »* (QuC 993, pl. XIX, fig. 2a et b) est plus massif que celui de *H. gervaisi*. Le caractère aiguisé des prémolaires s'efface et fait place à des crêtes épaisses ; le cingulum est moins saillant. P^4 conserve un protocône médian proéminent ; sur son éocône, l'attribution s sculpté la nervure caractéristique décrite par Martin. Le protocône de P^3 est également mieux individualisé, sans toutefois posséder de racine indépendante comme le pense Martin. Ces particularités confèrent aux dents un cachet primitif qui, manquant sur le type, le rapprochent de *H. requieni*. Mais en regard de l'épaississement et du chevauchement des prémolaires, conformes à ceux de *H. gervaisi*, ces détails paraissent relever de la variabilité intraspécifique.

H. gervaisi et *H. ambiguus* ayant été créés en même temps, dans la même publication, nous

1. Ce chevauchement, négligeable chez les autres espèces de *Hyaenodon*, introduit un facteur d'erreur important dans la mesure du diamètre antéro-postérieur des molaires associées.

2. L'état de conservation de M_2 de *H. gervaisi* ne permet pas d'évaluer la longueur du talonide par rapport à celle du trigonide, ni de comparer les résultats obtenus à ceux de *H. requieni* ou *H. heberti*, par exemple.

Source : MNHN, Paris

avons donné la préférence à la désignation du premier sur le second parce qu'il provient d'un niveau stratigraphique mieux défini.

Cette conclusion autorise-t-elle à transférer à *H. gervaisi* tous les spécimens jusqu'à présent attribués à *H.* « *ambiguus* » ? Sans aucun doute, la symphyse mandibulaire (Bach 908) édentée, déterminée par Martin, doit être rapportée à *H. gervaisi*. Il y avait ajouté une M_3 provenant aussi de Bach et décrite par Schlosser. Ce dernier n'avait pas jugé utile de la dénommer spécifiquement. Avec deux P_4 isolées, elle formait un ensemble qu'il avait rapproché de l'espèce nord-américaine *H. horridus* Leidy, à cause de leurs tailles particulièrement fortes. En effet, le diamètre antéro-postérieur de cette M_3 (30 mm) dépasse considérablement celui de la M_3 de l'holotype (23 mm) ; il en est de même pour deux autres M_3 isolées (PQ 10, Qu B 674) et pour une M^2 (Q 26, 33/14,9 mm). Pour cette raison et en l'absence d'autres données, nous proposons de distinguer ces dents sous le nom de *Hyaenodon* aff. *gervaisi* (Martin).

H. « *ambiguus* » a été signalé à Tatal Gol (Désert de Gobi) par Gromova (1952). La description sommaire qu'elle donne des diverses dents isolées (P_1, P_2, M^1) semble assez bien s'accorder avec la diagnose de *H. gervaisi*. Mais les diamètres vestibulo-linguaux sont nettement inférieurs à ceux de la forme européenne et les placent en position marginale sur les diagrammes de dispersion (fig. G18 à 22). Plusieurs interprétations peuvent être envisagées.

1 — Cette forme de Mongolie, datée de l'Oligocène moyen, représenterait un morphotype local de *H. gervaisi* qui aurait profité de la fermeture du détroit de Turgaï pour émigrer en Asie. Toutefois, l'amincissement des prémolaires par rapport à l'holotype obligerait à supposer un renversement, bien hypothétique, des tendances évolutives.

2 — S'agit-il de survivants de *H. requieni* ? Profitant de conditions paléogéographiques favorables, ils auraient réussi à persister en Asie, alors qu'en Europe occidentale, ils cédaient la place à *H. gervaisi*. Il semble difficile d'admettre cette hypothèse sans réserves car, dès le Ludien inférieur et dans des niveaux stratigraphiquement proches (Euzet-les-Bains et La Débruge) s'ébauchent et se manifestent, chez *H. requieni*, les tendances évolutives qui conduiront à *H. gervaisi*. Apparemment, l'augmentation de taille va de pair avec l'élargissement des prémolaires. Cependant, sur les diagrammes de dispersion, les spécimens de Tatal Gol se situent à proximité des domaines de *H. requieni* plutôt que de ceux de *H. gervaisi*.

3 — Le matériel mongol pourrait appartenir à une espèce distincte de *H. gervaisi*, également brévirostre, mais à dents étroites. *H.* « *ambiguus* » tombant en synonymie, il conviendrait d'en faire une espèce nouvelle, fruit soit d'une souche ancestrale commune avec *H. requieni*, soit de l'évolution parallèle d'une lignée strictement asiatique que Gromova voyait issue de *H. pervagus* Matthew et Granger.

En conséquence, si l'holotype de *H.* « *ambiguus* » s'accorde bien avec *H. gervaisi* et s'y rattache, il n'est pas certain qu'il en soit de même pour tout le matériel désigné sous cette dénomination spécifique. Rien ne s'oppose à ce qu'il y ait en Eurasie une (ou plusieurs) espèce à museau court de taille comparable ou supérieure à *H. gervaisi*, à l'Oligocène en Eurasie.

Affinités

Taille forte, brièveté de la face et de la série dentaire aux éléments se chevauchant, dilatation linguale des prémolaires, réduction du protocône de P^4 font de *H. gervaisi* une espèce bien typée. Cependant, son originalité ne masque pas ses affinités ; de nombreux caractères suggèrent une origine à partir de *H. requieni*. Sans nous attarder à la suggestion de Schlosser qui rapporta à *H. heberti* le futur holotype de *H. gervaisi*, en raison de ses grandes dimensions, rappelons que Martin a été le premier à discerner les liens unissant *H. gervaisi* à *H. requieni*. Il cite en particulier un maxillaire provenant de La Débruge, qui semble posséder les caractères attendus chez un intermédiaire. Ce spécimen n'a malheureusement pas été trouvé dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon. Il faut donc se fier aux observations de Martin qui a remarqué l'identité de P^4 avec celle de *H. gervaisi* et l'implantation plus

Source : MNHN, Paris

oblique de P^3 que chez *H. requieni*. Mais cette dent n'étant représentée que par ses racines, il convient d'accueillir avec réserves cette observation.

Depéret partageait les vues de Martin : il faisait de *H. gervaisi* et *H. « ambiguus »*, respectivement les termes évolutifs des petite et grande races de *H. requieni*. Ce dernier aurait légué à sa descendance la forme et les proportions de ses prémolaires, ainsi que la tendance à l'accroissement de leur diamètre vestibulo-lingual postérieur. Comment ne pas voir les prémisses du raccourcissement du museau dans l'association de la première prémolaire inférieure monoradiculée aux autres prémolaires alignées et séparées par de courts diastèmes ? N'est-ce pas l'écrasement du bord antérieur anguleux de P_3 et P_4 qui a donné naissance aux parastylides tranchants de leurs homologues chez *H. gervaisi* ?

Plusieurs fragments de mandibules provenant des phosphorites et portant P_2 et (ou) P_3 ont toutes les apparences de *H. gervaisi* ... sauf sa taille et elles se situent, sur les diagrammes, en-deçà de l'holotype. Inversement, un fragment de mandibule de *H. requieni*, provenant d'Euzet-les-Bains et conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, ne le cède en rien par sa taille à *H. gervaisi*. Les ressemblances entre les deux espèces sont si poussées que des dents isolées (P_4, M_1, M_2, M^3, M^2) peuvent être délicates à déterminer. La comparaison de leurs diagrammes de dispersion (fig. G21, 22, 24, 25) met en évidence les modalités des changements intervenus entre *H. requieni* et *H. gervaisi* de l'Éocène supérieur à la fin de l'Oligocène moyen. Pendant le Ludien, la taille des dents de *H. requieni* s'accroît régulièrement, de façon allométrique par rapport à celle de la mandibule qui reste basse et mince. A partir du Ludien supérieur, chez *H. gervaisi* la croissance se poursuit de façon différentielle. Ainsi, les diamètres vestibulo-linguaux de P_2, P_3, P_4, M_2 continuent à s'allonger alors que ceux de M_1 et M_2 demeurent stables. Entre les deux espèces, les différences sont d'ordre quantitatif, *H. gervaisi* amplifiant les tendances évolutives ébauchées chez *H. requieni*. Toutefois certaines d'entre elles (talonide et cingulum vestigiaux à M_3, replis d'émail perpendiculaires au bourrelet cingulaire, cingulum lingual bien développé) doivent remonter à une ascendance plus reculée que *H. requieni*.

Les différents indices (tabl. 8) calculés corroborent les résultats précédents : entre les valeurs obtenues pour *H. requieni* et celles de *H. gervaisi*, il n'y a pas de discontinuité mais passage progressif. Ainsi tous les éléments concourent à suggérer que *H. requieni* s'est peu à peu transformé en *H. gervaisi*, probablement à la fin du Ludien supérieur. A ce moment, il s'est trouvé placé dans des conditions favorables au maintien de l'unité évolutive de sa lignée qui se modifie par anagenèse. L'isolement géographique de l'Europe occidentale transformée en archipel a dû largement contribuer à cette évolution spécifique. Après avoir traversé sans encombre la limite Éocène-Oligocène, il résiste à l'arrivée des envahisseurs asiatiques et les côtoie jusqu'à l'Oligocène supérieur où sa disparition témoigne de l'appauvrissement de la faune caractéristique de cette période.

L'histoire de *H. gervaisi* est connue avec certitude depuis le Ludien supérieur (Les Rosières) jusqu'au Stampien supérieur (Dieupentale).

Aux Rosières, l'espèce a été identifiée d'après une P_2. Dans le gisement de Saint-Capraise-d'Eymet, un peu plus récent, Jebenne (1965) trouva une très belle mandibule qu'il attribua à *H. requieni*. La confusion s'explique aisément par les ressemblances entre les deux espèces ; la totalité des caractères de *H. gervaisi* n'est pas encore acquise. Individuellement, les prémolaires ont la morphologie de *H. gervaisi* mais elles ne se chevauchent pas encore et de petits espaces séparent les deux premières. La disposition observée ici s'avère un peu plus primitive que celle du lectotype.

A Möhren 19, *H. gervaisi* est représentée par une M_2 tout à fait caractéristique bien qu'incomplète.

Un maxillaire supérieur (PQ 1), venant des phosphorites s.l., montre la régression du protocône de P^4 accompagnée d'une forte torsion postérieure (pl. XIX, fig. 3).

Faute de mieux, nous rapportons à *H. gervaisi* une M_3 trouvée à Rigal-Jouët (Lot). Bien qu'incomplète, elle est de grandes dimensions ; elle a conservé un émail ridulé et des vestiges du cingulum lingual. La faune recueillie dans ce gisement semble indiquer un niveau antérieur à St-Henri et proche d'Antoingt. Toujours à la même espèce, Martin et Helbing (1928) ont attribué, avec raison, une P^3 venant de La Milloque.

Avec le niveau de Dieupentale (Stampien supérieur), nous atteignons le terme de la lignée *H. requieni* — *H. gervaisi* en Europe occidentale. La présence de ce dernier y avait été établie par

Source : MNHN, Paris

Astre (1926), à partir d'une canine inférieure. Dans la collection Vidalenc, figurent une P_1 et une M_1 qui lèvent toute ambiguïté à ce sujet et confirment les conclusions d'Astre.

Enfin, il convient de souligner que *H. requieni-H. gervaisi* offrent de fortes ressemblances avec *Megalopterodon mongoliensis* Dashzeweg (1964) dont l'holotype, une mandibule incomplète, provient de l'Oligocène inférieur d'Erghilyin-Dzo (Mongolie). Dashzeweg a voulu par cette dénomination générique rappeler l'association d'une grande taille qui rivalise avec celle de *H. gervaisi* et la présence d'une seule incisive (I_2) comme chez *P. dasyuroides*. Ce dernier caractère est discutable ; il pourrait être dû à un artefact car la région alvéolaire incisive semble brisée à ce niveau. Les prémolaires évoquent de façon frappante celles de *H. requieni* par leur espacement, leur bords vestibulaires anguleux, leur talonide haut et redressé. Il se pourrait que *Megalodopterodon* soit synonyme de *Hyaenodon*. Qu'il s'agisse de parenté réelle ou de convergence, les documents asiatiques sont encore trop rares et trop fragmentaires pour pouvoir apporter une réponse satisfaisante sur les relations que l'espèce mongole a pu contracter avec les européennes.

HYAENODON BRACHYRHYNCHUS Blainville, 1841

Holotype. — Un crâne et sa mandibule, fortement comprimés latéralement, aux dentitions très endommagées et incomplètes. Conservés dans les collections du Laboratoire de Géologie de l'Université Paul Sabatier à Toulouse.

Niveau repère. — Calcaire d'eau douce de Rabastens (Tarn-et-Garonne) daté de la fin du Stampien moyen.

Répartition. — Euzet-les-Bains (Gard), La Débruge (Vaucluse), Montmartre, Phosphorites du Quercy dont Perrière et Sainte-Néboule (Lot) ; en Angleterre, Upper Headon beds ; en Allemagne, également cité à Frohnstetten.

Synonymie. — *Hyaenodon leptorhynchus* Laizer et Parieu *sensu* Dujardin 1840.
Nasua parisiensis von Meyer *in* Blainville, 1841.
Taxotherium parisiense Blainville, 1841 (pl. XII).
Hyaenodon brachyrhynchus Blainville, 1841 (pl. XII).
Hyaenodon parisiensis Laurillard, 1845.
Pterodon cuvieri et *P. brachyrhynchus* Pomel, 1846.
pro parte *Pterodon requieni* Gervais 1846 et 1852.
Hyaenodon brachyrhynchus Pomel, 1853.
Hyaenodon parisiensis Pomel, 1853.
Hyaenodon cuvieri Pomel *in* Pictet, 1853.
Hyaenodon brachyrhynchus Blainville *in* Pictet, 1853.
Hyaenodon vulpinus Gervais, 1873, (pl. XVI, fig. 5).
pro parte *Hyaenodon requieni* Filhol, 1876b.
Hyaenodon brachyrhynchus Blainville *in* Lydekker, 1885.
Hyaenodon brachyrhynchus Blainville *in* Schlosser, 1887.
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais *in* Martin, 1906.
Hyaenodon affin. *brachyrhynchus*, Martin, 1906.
pro parte *Hyaenodon requieni* Gervais *in* Depéret, 1917.
pro parte *Hyaenodon requieni* « petite race » *in* de Bonis, 1965.
pro parte *Hyaenodon minor* Gervais *in* Cray, 1973.

Diagnose. — *Hyaenodon* dont le crâne a environ la taille de celui d'un guépard ; rangées dentaires aux éléments juxtaposés, sans chevaucbement ni espacement ; prémolaires hautes et courtes, présentant un épaississement postéro-lingual ; région parastylaire de P^4 et P_4 fréquemment développée jusqu'à former une courte lame de même hauteur que la cuspide distale ; protocône de P^4 équidistant

Source : MNHN, Paris

des deux extrémités de la dent, bas, carré, aux bords coupants et étroits ; axes antéro-postérieurs de P^3 et P^4 faisant un angle de 140 à 145° ; métastyle des carnassières redressé et aligné sur leurs pseudamphicônes et l'éocône de P^4 ; protocône des molaires vestigial ; P_1 et P_2 à implantation oblique vestibulo-linguale ment, par rapport à l'axe antéro-postérieur de la rangée dentaire ; P_1 uniradiculée, avec accollement des deux racines primitives.

Discussion

Dujardin, frappé par les ressemblances de ce qui allait devenir l'holotype de *H. brachyrhynchus*, d'une part avec le carnassier du gypse de Montmartre décrit par Cuvier (1825) comme un « animal voisin des Coatis et des Ratons », d'autre part avec *Hyaenodon leptorhynchus* de Laizer et Parieu, ne le distingue pas spécifiquement.

Blainville procède à un nouvel examen de tout le matériel précédent dans deux chapitres différents de son Ostéographie, consacrés l'un au genre *Subursus*, l'autre au genre *Canis* ; il désigne les spécimens de Cuvier sous le nom de *Taxotherium parisiense* et réserve *Hyaenodon* à ceux de Laizer & Parieu et de Dujardin. S'il reprend la description donnée par ce dernier, en la complétant et en figurant la pièce, il n'en rejette pas moins ses conclusions taxinomiques et crée l'espèce *Hyaenodon brachyrhynchus*, par opposition à *H. leptorhynchus*, au museau allongé.

En dépit de la justesse et de la précision des observations de Blainville, *H. brachyrhynchus* est, par la suite, difficilement identifié.

Cervais (1848) se rallie d'abord à l'interprétation de Pomel qui faisait un seul genre de *Pterodon* et de *Hyaenodon* ; plus tard (1852), il revient sur son opinion et admet leur distinction générique. Mais il ne reconnaît pas la présence de *H. brachyrhynchus* à La Débruge et attribue tout le matériel à *H. requieni*. Il ne reconnaît pas davantage cette espèce dans une mandibule immature, portant dP_4 et recueillie dans les phosphorites du Quercy puisqu'il en fait le type d'une espèce nouvelle, *H. vulpinus*. Postérieurement à la figuration de Gervais, la pièce a été préparée (Pl. XX, fig. 6). Un volet osseux a été ôté à l'arrière de la mandibule, mettant en évidence M_2 dont le diamètre antéro-postérieur est évalué à 12 mm, ce qui situe cette dent dans le domaine de variation des M_2 de *H. brachyrhynchus* (min. 11,2 — max. 14,2). Le bourgeon dentaire de P_3 uniradiculée affleure au ras de l'alvéole, celui de P_2 se devine sous la cloison interradiculaire. Filbol (1876) pense que *H. vulpinus* a pour synonyme *H. exiguus* dont l'holotype est un fragment de mandibule portant aussi une M_2 mais de diamètre antéro-postérieur inférieur (8,4 mm). De même, les hauteurs des mandibules sous M_2 accusent de fortes différences : 17,5 mm pour *H. vulpinus* et 14 mm pour *H. exiguus* au stade adulte. C'est pourquoi, tenant compte des concordances entre *H. vulpinus* et différentes mandibules de jeunes *H. brachyrhynchus* (pl. XX, fig. 3), nous rapportons à *H. brachyrhynchus* le type de *H. vulpinus*.

Depéret (1917) adopte les vues de Gervais en ce qui concerne l'absence de *H. brachyrhynchus* à La Débruge, malgré l'avis contraire de Schlosser (1887) et Martin (1906). Toutefois, Martin pense avoir affaire à deux formes convergentes, à cause de la durée « anormalement longue », lui semble-t-il, que cette espèce aurait connue (du Ludien supérieur au Stampien).

Curieusement, pendant cinquante ans, l'opinion de ceux qui eurent connaissance du matériel par la tradition écrite, a triomphé aux dépens de ceux qui avaient acquis *de visu* la certitude de l'existence de *H. brachyrhynchus* à La Débruge. Cette attitude est révélatrice de l'influence et des rivalités qui opposèrent Depéret à ses collègues.

Filhol ne reste pas indifférent à cette querelle ; en 1882a, il écrit : « il n'y a pas lieu de regarder comme appartenant à deux espèces distinctes le *H. brachyrhynchus* et le *H. requieni*... Je pense seulement que le *Hyaenodon* de La Débruge constituait une race à face un peu plus raccourcie que ne l'était celle de *Hyaenodon* de Rabastens ».

Ni Bravard, ni Lydekker, ni Schlosser ne parviennent à sortir de cette situation confuse : chaque fois ils butent sur le même problème de typologie dû à une diagnose insuffisante et à l'absence d'holotype pour *H. requieni*. Or, dans le matériel figuré par Gervais, la pièce la plus complète, une mandibule (Gervais, 1848-52, pl. 24, fig. 11 et 11a) venant de La Débruge et considérée traditionnellement comme

Source : MNHN, Paris

le type de *H. requieni* puis de *H. requieni* petite race, selon Martin, doit être attribuée à *H. brachyrhynchus* (Lange-Badré, 1975). La reconstitution de sa partie antérieure aux six incisives juxtaposées sur un seul rang constituait pour Depéret le critère spécifique fondamental permettant d'éliminer cette espèce de La Débruge.

Description

Denture

A. — *Denture supérieure*

Malgré sa dénomination spécifique, cette espèce n'a pas un museau particulièrement court L'indice L_1, compris entre celui de *H. requieni* et de *H. gervaisi*, traduit l'équilibre entre molaires et prémolaires (tabl. 8, p. 122).

Prémolaires.

P^1 est une petite dent biradiculée. Ses alvéoles sont déportés lingualement par rapport à ceux de la canine contiguë et de P^2, ces deux dents la masquant partiellement, en vue vestibulaire. Comme sur les autres prémolaires supérieures, le cingulum est uniquement lingual et contribue à épaissir la moitié postérieure de la dent mais sans former un véritable rebord.

P^2, en forme de crochet, est la plus haute de la série dentaire après la canine. L'élargissement postéro-lingual de la couronne est important, donnant à sa base un contour grossièrement triangulaire. Malgré la présence de carènes antérieure et postérieure, l'éocône n'est pas spécialement coupant. Son bord postérieur est court et tronqué.

P^3 est implantée obliquement à la fois par rapport aux dents qui la précèdent et à celles qui la suivent, selon un angle de 60° (pl. XX, fig. 2 et 5).

Ici aussi, il y a un épaississement postéro-lingual, souligné par le cingulum large et coupant (fig. G27) ; mais cette dilatation (plus modérée que chez *H requieni*) n'est pas supportée par une racine indépendante comme Martin affirme l'avoir observée sur Db 505. La racine postérieure, plus forte que l'antérieure, porte sur les spécimens de La Débruge un sillon délimitant la partie vestibulo-postérieure de la linguale. Mais cette distinction disparaît chez les individus des phosphorites du Quercy.

Le métastyle est moins saillant sur la face externe du maxillaire que celui de *H. requieni* et de *H. gervaisi*. Il est formé d'une petite cuspide conique, comprimée vestibulo-lingualement, qui surmonte le cingulum redressé à son niveau.

P^4 est, avec P^2, la dent la plus caractéristique de *H. brachyrhynchus*. En vue vestibulaire, l'éocône est encadré par un parastyle antérieur, en forme de courte lame, isolée par une entaille de la cuspide principale, et par un talon tranchant, deux à trois fois plus long que le parastyle. Sur la face linguale, se remarque le protocône, médian par rapport aux extrémités de la couronne. De contour anguleux et non arrondi comme chez *H. requieni*, il est en forme de plateau aux bords coupants. Le cingulum persiste uniquement dans la région parastylaire, il est absent, en particulier, du métastyle.

Molaires. — Dans l'ensemble, la fusion du paracône et du métacône est complètement réalisée. Toutefois, on peut observer sur un spécimen provenant de La Débruge et conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, un sillon vestigial, sur la face vestibulaire des deux cuspides du trigône de M^1 et, sur M 23 075 des Upper Headon beds, les deux sommets encore distincts (pl. XX, fig. 5). Sur la face linguale, une dépression ovalaire surmontant le protocône est peut-être un vestige de la dualité primitive.

La régression du protocône est plus avancée que chez *H. requieni* (fig. G29). La moitié antérieure de la dent a une forme pyramidale, aux différentes faces limitées par des arêtes aiguës. Dans l'angle antéro-vestibulaire de M_1, persiste un petit parastyle pointu ; sur la face linguale, un ressaut d'émail marque l'emplacement du protocône dont la racine subsiste.

Le pseudamphicône s'élève modérément au-dessus du métastyle, dont l'extrémité distale se redresse et s'aligne sur le trancbant du trigône.

Source : MNHN, Paris

B. — *Denture inférieure*

Prémolaires (pl. XX, fig. 4). — Les deux premières prémolaires ont l'implantation oblique vestibulo-linguale, caractéristique des espèces à museau court.

P_1, assez rarement conservée, est une petite dent conique, asymétrique. Les deux racines originelles étant accolées, elle est implantée dans un alvéole unique. Depéret (1917) attachait beaucoup d'importance au nombre de racines qui, selon lui, permettaient de distinguer *H. brachyrhynchus* de *H. requieni*. Leur fusion est, en effet, plus avancée chez ce dernier.

P_2 est orientée parallèlement à la précédente. Comme P^2, c'est une dent plus haute que longue, en forme de crochet, à expansion postéro-linguale modérée.

P_3 est atypique. Le cingulum lingual ébauche un parastylide triangulaire plaqué à la base antérieure de l'éoconide ; entre le talonide et l'éoconide, il s'étale en un épaississement basal. Le talonide est épais, court, peu serré contre l'éoconide.

P_4 est, morphologiquement très semblable à P^4, en vue vestibulaire. Parastylide et talonide en lame, quoique inégalement développés, encadrent l'éoconide. Sur la face linguale, le cingulum dessine de larges festons épais. Le plan de symétrie de l'éoconide coïncide avec celui de l'espace interradiculaire.

Les prémolaires inférieures constituent une série sensiblement isométrique à la différence des supérieures où la croissance antéro-postérieure est mieux marquée.

Molaires. — Les molaires diffèrent peu de celles de *H. requieni*, si ce n'est par leurs dimensions plus faibles (20 % environ). Proportionnellement à leur longueur, leur épaisseur est forte. Le paraconide, moins étiré antéro-postérieurement, est plus saillant sur la face linguale. Il est fréquent d'observer les vestiges d'un parastylide à la base du paraconide de M_2 et M_3. En revanche, le cingulum est irrégulièrement présent et toujours sous une forme discontinue ou granulaire, sauf sur la face vestibulaire du paraconide où il prend l'apparence d'un fin pilier et non du repli d'émail habituel ; il s'élève alors sur les 2/3 de la hauteur de la couronne de M_3.

Variabilité

Chez *H. brachyrhynchus*, la variabilité revêt les mêmes modalités que chez la plupart des autres espèces de *Hyaenodon* : développement des régions parastylaires et tendance à l'espacement des prémolaires. Ce dernier caractère atteint sur le type une expression maximale : de courts intervalles y séparent les trois premières prémolaires, permettant l'encastrement de l'extrémité des dents de la rangée antagoniste : malheureusement l'état actuel très défectueux du spécimen [1] limite la portée de cette observation (pl. XX, fig. 1) ; les quelques dents qui subsistent en place attestent que ce crâne a appartenu à un individu âgé. Deux interprétations sont possibles, faisant intervenir soit l'évolution individuelle, soit l'évolution intraspécifique. A La Débruge, l'espace entre P_2 et P_3 est faible et il semble absent chez les individus des phosphorites, mais ceux-ci sont beaucoup plus jeunes ; d'après les facettes d'abrasion aucun ne rivalise avec l'usure du type (abstraction faite des dégradations *post-mortem*).

Les individus de La Débruge possèdent des prémolaires aux bords antérieur et postérieur effilés. Les parastylides de P_3 et P_4 sont faibles, d'où un rapport L_5 inférieur à 100. A M^1, un petit sillon sépare le paracône du métacône, le protocône est encore individualisé. Sur M_3 s'observent parfois un talonide et un métaconide vestigiaux.

Ces caractères ne se retrouvent pas dans le matériel des phosphorites du Quercy. Il est donc possible qu'ils aient une signification archaïque.

Sur quelques spécimens quercynois (Qu C 1017, Qu C 819...), la première prémolaire inférieure a disparu. La quatrième prémolaire devient symétrique, par étirement de la région parastylaire en une courte lame, souvent plus développée en bas qu'en haut ; à la limite, elle évoque la P_4 de *H. gervaisi*.

1. Il n'a pas été possible de mesurer les dents individuellement et par conséquent le type ne figure pas sur les diagrammes de variations.

Source : MNHN, Paris

Son développement traduit à la fois la lointaine communauté génétique de ces deux espèces et la tendance évolutive du genre d'accroître la longueur sécante de la série jugale. La deuxième molaire occupe proportionnellement une place plus importante dans la série des molaires qu'au niveau de La Débruge.

Les diagrammes de variations montrent qu'entre Euzet et le Quercy s.l., l'évolution dentaire de *H. brachyrhynchus* se fait en sens contraire à celle de *H. requieni*, c'est-à-dire que la taille diminue. D'autre part, la présence de diastèmes entre les prémolaires provoque un allongement du museau ; l'indice L_1 ($100 \times LM/LP$), proche de 95 à La Débruge, n'atteint plus que 70 sur le type.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET ÉVOLUTION

H. brachyrhynchus apparaît pour la première fois à Euzet-les-Bains. Il est apparemment absent de Fons IV dont les individus, morphologiquement semblables à *H. requieni*, ont une taille intermédiaire entre cette espèce et *H. brachyrhynchus*. Les ressemblances entre les deux espèces, signalées précédemment, dénotent une parenté étroite et suggèrent une origine commune. Rappelons en particulier, l'apophyse du nasal pénétrant entre le frontal et le maxillaire, la dilatation postéro-linguale des prémolaires et les indices dentaires comparables (tabl. 8). Au cours du Ludien supérieur *H. brachyrhynchus* et *H. requieni* manifestent des tendances évolutives opposées ; l'allongement du museau de *H. brachyrhynchus* va de pair avec une diminution de la taille des dents qui demeurent très coupantes, en particulier les prémolaires aux bords acérés, tandis que le museau de *H. requieni* raccourcit et que la denture s'épaissit.

Dans les phosphorites, la présence de *H. brachyrhynchus* est établie avec certitude à Perrière et à Sainte-Néboule (Lot). Dans le premier gisement, cette espèce est représentée par un fragment de mandibule portant P_4 aux bords effilés et au parastylide ébauché comme à La Débruge ; dans le second gisement, ont été recueillies douze dents, isolées mais caractéristiques, dont les tailles ne le cèdent en rien à celles des individus de La Débruge (fig. G27 à 32).

Martin a hésité sur la nature des relations qui pouvaient exister entre *H. brachyrhynchus* des phosphorites, celui du gypse de Montmartre et le type de Rabastens. Il préféra distinguer les premiers comme une forme affine mais cette distinction ne nous semble pas justifiée si l'on tient compte de la variabilité intraspécifique.

Le jalon suivant provient des Upper Headon beds, contemporains de La Débruge. Il s'agit d'un maxillaire (M 25075) que Cray (1973) a rapporté à tort à *H. cf. minor*. Ce maxillaire diffère de ceux de cette dernière espèce par sa forte taille, la dilatation marquée de la moitié postéro-linguale de P^2, la morphologie du trigone de M^2, l'allure élancée et coupante de toute la dentition. Sur les graphiques, il occupe une position intermédiaire entre Euzet et La Débruge.

En abordant l'Oligocène inférieur, les éléments de référence se raréfient. Lavocat (1951) mentionne une mandibule (BM 27821) provenant de La Sauvetat et que Lydekker (1885) avait primitivement attribuée à *H. leptorhynchus*. Les caractères de la série dentaire ne s'accordent bien, ni avec l'une, ni avec l'autre des deux espèces. Le faible diamètre antéro-postérieur de P_2, P_3 et P_4, leurs bords antérieurs effilés, redressés et anguleux rappellent *H. brachyrhynchus*. Mais la P_1 à deux racines distinctes, la P_2 alignée sur ses voisines et sans dilatation postéro-linguale l'en écartent et suggèrent un rapprochement avec une espèce à museau allongé. S'agit-il plus précisément de *H. leptorhynchus* ? Il est difficile de l'affirmer. Nous sommes néanmoins encline à considérer que la mandibule de La Sauvetat ne peut pas être attribuée à *H. brachyrhynchus*.

Lavocat signale aussi « une portion de mandibule en mauvais état » recueillie par Croizet à Cournon. Malheureusement, nous ne l'avons pas retrouvée. D'après la description donnée (elle n'a pas été figurée), elle était de « taille plutôt petite avec des dents hautes, courtes et serrées » (1951, p. 88) ; malgré les restrictions concernant la taille, ce matériel semblerait mieux s'accorder que celui de La Sauvetat avec *H. brachyrhynchus* mais nous ne pouvons pas l'assurer. *H. brachyrhynchus* semble donc s'éteindre au Stampien moyen, au niveau de Rabastens, sans que rien n'atteste un quelconque prolongement évolutif en Europe occidentale.

Source : MNHN, Paris

HYAENODON HEBERTI Filhol, 1876

Holotype. — Un fragment de mandibule droite, portant P_3, P_4 et les trois molaires, provenant de St-Antonin (Tarn-et-Garonne), figuré *in* Filhol, 1876b, fig. 157-160. Conservé au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8630.

Gisements. — Phosphorites du Quercy s.l., dont St-Antonin, St-Martin-de-Villeréal (Lot-et-Garonne).

Répartition stratigraphique. — Ludien supérieur.

Synonymie. — pro parte *Hyaenodon heberti* Filhol *in* Lydekker, 1885.
pro parte *Hyaenodon heberti* Filhol *in* Schlosser, 1897.
Hyaenodon aff. *heberti* Martin, 1906.
Hyaenodon arnaudi Landesque *in* Depéret, 1917.

Remarques. — Selon Filhol (1876b), cette espèce se distingue essentiellement par sa grande taille, qui rivalise avec celle des *Hyaenodon* américains. Le tableau 9 montre qu'en réalité *H. heberti* a une série de molaires dont la longueur est comparable à celle d'*H. requieni*, surpassée par *H. gervaisi* et un peu supérieure à *H. cruentus*. Par conséquent, si *H. heberti* fait effectivement partie des espèces de *Hyaenodon* de grandes dimensions, sa taille ne saurait constituer en elle-même un critère définitif.

TABLEAU 9. — Moyenne de la hauteur de la mandibule entre P_4 et M_1 rapportée à la longueur de l'espace occupé par les alvéoles des molaires (en mm) chez *H. gervaisi*, *H. requieni*, *H. heberti* et *H. cruentus* (d'après les mesures de Scott).

	Hauteur moyenne de la mandibule entre P_4-M_1				L_6 100 H/M			
	N	Min. — Max.	Moy.	Σ	N	Min. — Max.	Moy.	Σ
H. gervaisi	4	37,5 — 39,2	38,21	0,70	3	69,96 — 77,25	72,68	3,97
H. requieni	12	30,2 — 40,9	35,64	2,97	3	69,36 — 81,23	73,81	6,46
H. heberti	3	34,8 — 44,1	37,06	2,11	3	76,48 — 85,33	82,20	4,96
H. cruentus	1	33	33		1		82,50	

Diagnose. — Espèce de grande taille, comparable à *H. requieni*, mais à denture plus étroite. Prémolaires inférieures alignées et dépourvues de toute dilatation postéro-linguale ; diastème entre P_2 et P_3 de l'ordre de 3 mm ; régions parastylaires proéminentes, en crête à P^4 et P_4 contribuant à leur donner une forme symétrique. P^3 présentant une forte dilatation postéro-linguale. Molaires supérieures ayant conservé un protocône et à métastyle long ne se terminant pas par un crochet vestibulaire. Indice L_6 ($100LP_3/LP_4$) supérieur à 100 (104 sur le type).

DESCRIPTION

Mandibule

Aucune mandibule complète n'est connue mais il faut remarquer que la grande longueur de la série dentaire jugale par rapport à la hauteur du dentaire, suggère un museau allongé pour cette espèce.

Source : MNHN, Paris

Le bord antérieur de l'apophyse coronoïde, fortement incliné vers l'arrière, se distingue de celui de *H. requieni* plus redressé. Des crêtes mousses et épaisses encadrent la fosse massétérine profonde ; un large espace d'environ 28 mm contre 13,8 mm à *H. requieni*, sépare la crête supérieure de la région alvéolaire en arrière de M_3. La région angulaire est plus ou moins endommagée ; ce qui en subsiste permet de supposer que l'apophyse angulaire était épaisse, formant un rebord sur la face interne de la mandibule.

Denture

Apparemment, la denture n'est pas resserrée ; un court espace sépare P_2 de P_3 qui n'est pas étroitement accolée à P_4. De la denture antérieure à P_2, rien n'est connu. A la mâchoire supérieure, il n'y a pas à proprement parler d'espacement, mais les prémolaires ne sont pas jointives.

A. — *Denture inférieure*
(pl. XXI, fig. 1 et 2)

Prémolaires.

P_3 est longue et basse. Son bord antérieur s'allonge à la rencontre du cingulum lingual qui se relève à peine à son contact : il n'y a donc pas de cuspide en voie de formation dans la région parastylaire arrondie. Le cingulum, uniquement lingual, large et arrondi, court jusqu'au talonide, long et bas, un peu ébroussé contre l'éoconide. La tendance à l'épaississement de la moitié postéro-linguale de la dent, signalée chez *H. requieni*, ne s'observe pas ici.

P_4 est assez différente de la dent précédente. Elle tend à devenir symétrique par développement d'un important parastylide en crête ; aussi élevé que le talonide (c'est-à-dire atteignant environ la moitié de la hauteur de l'éoconide), il est deux fois moins long que celui-ci dont Martin avait noté la taille considérable, formant un véritable tranchant épais derrière l'éoconide. Le cingulum lingual forme un large rebord sur toute la longueur de la couronne. De part et d'autre du plan interradiculaire, la base de la couronne dont les bords antérieur et postérieur sont sensiblement parallèles, décrit une ample sinusoïde.

Molaires.

M_1. Selon Martin, la première molaire est remarquable par la longueur de son talonide... qu'il est bien difficile d'apprécier, en raison de la forte usure de la couronne, nivelant le trigonide à la hauteur du talonide.

M_2 et M_3. Il semble que les vestiges du cingulum sur la face antéro-vestibulaire du paraconiде soient moins développés que chez la plupart des autres espèces. En particulier, il ne revêt pas la forme en crête observée chez *H. requieni*.

Par ailleurs, sur la face linguale, à la base du protoconide, subsistent les restes du cingulum, dans le prolongement du talonide.

Sur M_3, il n'y a pas de trace de talonide. Sur celle de St-Martin-de-Villeréal, le cingulum est fort et se soulève en une crête oblique à l'emplacement du métaconide.

B. — *Denture supérieure*

Grâce à la voûte palatine incomplète provenant de St-Martin-de-Villeréal [1] (pl. XXI, fig. 1), la denture supérieure de *H. heberti* est en partie connue. A plusieurs reprises, des dents isolées ont été attribuées à cette espèce, mais la plupart sont de détermination douteuse et ne lui appartiennent pas.

Prémolaires.

P^1 est alignée sur le reste de la rangée dentaire post-canine. C'est une dent asymétrique, courte, à bord distal peu étiré, biradiculée.

P^2 est également une dent d'apparence courte parce que son bord postérieur n'est ni étiré, ni

1. En fait le maxillaire de St-Martin-de-Villeréal a été associé postérieurement à la mandibule ; mais, d'après la gangue, il provient très vraisemblablement du même bloc et, par conséquent, peut être attribué à la même espèce.

Source : MNHN, Paris

concave. Le cingulum lingual est large, mais il n'y a pas d'ébauche d'épaississement postéro-lingual. Nous avons précédemment montré (Lange-Badré, 1972) que cette dent ne ressemble en rien à la P^2 du spécimen provenant de La Millette, dont Depéret fait le type de *H. nouleti* qu'il considère comme ancestral à *H. heberti*.

P^3 diffère des précédentes en étant longue et fortement dissymétrique par rapport au plan interradiculaire. A la différence de *H. requieni*, ici, c'est la moitié postérieure de la couronne qui est la plus allongée. Derrière l'éocône, s'étire la longue crête du métastyle. Il n'y a pas à proprement parler de parastyle ; sur son emplacement, une fine crête issue de l'éocône s'unit au cingulum lingual large et épais. La boursouflure ainsi formée contribue à donner au bord antérieur de la dent une apparence de plateau.

Sur la face linguale, entre éocône et bord postérieur, la base de la couronne porte un épaississement, mais moins développé que chez *H. requieni*. Contrairement à l'opinion de Martin, il n'y a plus de racine individualisée ; elle est fusionnée à la racine distale qui porte un sillon, vestige de la dualité originelle.

P^3 a une implantation faiblement oblique par rapport à l'axe de la rangée dentaire, en rapport avec l'allongement du museau, bien que l'angle que forme la direction antéro-postérieure de cette dent avec celle de P^4 n'ait pas pu être mesuré.

P^4 est plus courte que P^3. Proportionnellement, son bord antérieur est moins étiré et il ne forme pas un rebord à l'avant de la couronne. Le métastyle est également moins important que celui de P^3 bien qu'il atteigne la moitié de la hauteur de l'éocône alors que, sur P^3, il n'en représente que le tiers. Elle se distingue de la P^4 de *H. requieni* par la forme moins redressée de la base de la couronne et la hauteur plus faible du talon.

Sur la face linguale, le protocône saillant est constitué d'un plateau bordé d'un cingulum coupant qui n'atteint pas les deux extrémités de la couronne.

Molaires. — La réduction du protocône est peut-être un peu moins poussée que chez *H. requieni*. Il subsiste en particulier le cingulum mésial et une petite cuspide pointue à M^1.

Les lames métastylaires sont redressées et alignées, leurs extrémités ne se recourbent pas en crochet comme chez *H. requieni*. Elles sont plus développées par rapport au pseudamphicône que chez ce dernier, d'où un dessin de la base de la couronne moins anguleux. Quant au pseudamphicône, il est trop abrasé pour qu'on puisse apprécier le degré de fusion des cuspides.

Affinités

En dehors des phosphorites du Quercy, *H. heberti* n'est connu avec certitude qu'à St-Martin-de-Villeréal. Depéret (1917) pensait qu'il était présent à Euzet-les-Bains, sous une forme un peu différente, plus primitive, qu'il désigna sous le nom de *H. heberti* mut. asc. *euzetensis*. Pour lui, cette espèce se caractérise par la forte taille de la série dentaire, l'allongement modéré du museau et la forme allongée et comprimée des prémolaires, pourvues de denticules antérieurs et postérieurs. D'autre part, il mentionne la première prémolaire supérieure implantée lingualement par rapport à la racine de la canine et la troisième prémolaire supérieure plus courte que la deuxième. En fait, l'examen des pièces types de Depéret — une mandibule et un fragment de museau — ne confirme pas ses observations. La mandibule a subi d'importantes déformations par compression, lors de la fossilisation. Si on la reconstitue en faisant abstraction de tous les traumatismes dont elle a souffert, elle n'offre alors aucune différence avec celle de *H. requieni*. L'ébauche de parastylide, que Depéret crut déceler, est due à l'enfoncement accidentel de l'éconoïde de P_4 dans la base de la couronne. La mandibule a été brisée en avant de P_3 ; seul le côté gauche a été reconstruit presque exactement, montrant l'absence d'espace entre les deuxième et troisième prémolaires. Enfin, l'apophyse coronoïde a basculé vers l'arrière et doit être relevée de 10 à 15°.

Quant au museau, de nombreuses parties y compris des dents, ont été régénérées en plâtre avec inexactitude et imprécision. Néanmoins, chaque fragment originel est identique à son homologue chez *H. requieni*. Par conséquent, la distinction *H. heberti* mut. asc. *euzetensis* et *H. requieni* ne peut être

Source : MNHN, Paris

maintenue et tout le matériel provenant d'Euzet-les-Bains distingué sous ce nom doit être rapporté à l'espèce. *H. requieni*.

Contrairement à l'avis de Lydekker, *H. heberti* est également absent à La Débruge, pourtant du même âge que St-Martin-de-Villeréal. La rareté de cette espèce n'empêche pas Depéret d'en reconstituer la phylogénie à partir du Lutétien. Il identifie un premier jalon à Egerkingen, qui, venu à la suite d'une migration d'origine inconnue, aurait été relayé au Bartonien par « *H. nouleti* » trouvé dans les grès de La Millette. Or, successivement (Lange-Badré 1972, 1975) nous avons montré que ni l'un, ni l'autre ne pouvait prétendre jouer un rôle dans l'ascendance de *H. heberti*. Les deux molaires inférieures isolées d'Egerkingen décrites par Rütimeyer (1891) doivent être rapportées au genre *Oxyaenoides* et constituent le type de *O schlosseri*, plus engagé dans la voie menant vers *Pterodon* que vers *Hyaenodon*. Toutefois *O. schlosseri*, trop spécialisé et trop tardif, appartient à un rameau latéral n'ayant pas participé directement à l'évolution de *Pterodon*. Quant à l'animal de La Millette, il vaut mieux lui conserver le statut d'*incertae sedis* proposé par Stehlin (1904) car il n'est pas certain qu'il s'agisse d'un Créodonte (cf. Lange-Badré, 1975). Par conséquent, pour la période antérieure au Ludien supérieur, aucun document ne permet encore de retracer la phylogénie de *H. heberti*.

Par ailleurs, Depéret considérait qu *H. requieni* était une espèce moins primitive que *H. heberti* et devait vraisemblablement s'être détachée d'une forme ancestrale de ce dernier, à une période antéludienne. Sauf dans une perspective très reculée, rien ne permet d'affirmer une parenté proche entre les deux lignées.

H. heberti n'est pas sans évoquer *H. dubius*, espèce plus petite (cf. p. 151), qui apparaît en Europe occidentale après la Grande Coupure, à la base de l'Oligocène. Cependant, l'existence de relations entre ces deux espèces pose un problème puisque *H. dubius* est d'origine asiatique. Si *H. heberti* dérive de la même souche, il aurait fait partie d'une vague d'immigrants anté-oligocènes que, n iles autres éléments fauniques, ni la paléogéographie de l'Europe occidentale au Ludien n'attestent pour le moment.

Entre *H. heberti* de St-Martin-de-Villeréal et le matériel du Quercy, il existe quelques différences ; mais, dans la mesure où ce dernier est mal situé stratigraphiquement, il est difficile de parler d'évolution comme l'a tenté Depéret.

HYAENODON MINOR Gervais, 1848-1852

Holotype. — Une mandibule droite, portant P_2, P_3, P_4, et les trois molaires, fortement usées, provenant d'Euzet-les-Bains (Gard). Figurée par Gervais, 1848-1852, Pl. 25, fig. 9 et conservée au M.N.H.N.

Synonymie. — *Hyaenodon minor* Gervais *in* Lydekker, 1885.
Hyaenodon minor Gervais *in* Schlosser, 1887 [1].
Hyaenodon aimi Forster Cooper 1926.
Hyaenodon cf *minor* Gervais *in* Cray, 1973.

Horizon repère. — Euzet-les-Bains (Gard) : Ludien inférieur.

Répartition stratigraphique. — Fons 4 (Gard), Phosphorites du Quercy dont Malpérié et Perrière ; Roc de Santa (Espagne) ; Hordle, Lower and Upper Headon Beds (Angleterre) ; Gosgen Kanal (Suisse).

Diagnose. — Espèce au crâne de la taille de celui du renard, au museau court et trapu ; séries dentaires postcanines continues, mais non serrées, avec un espace entre P^1 et P^2, d'environ 2,5 à 3 mm et entre P_2 et P_3, de 0,9 à 1,5 mm ; P^1 et P^2 courtes ; angle entre les axes antéro-postérieurs de P^3 et P^4 variant entre 150 et 155° ; P^3 présentant un épaississement cingulaire postéro-lingual ; P^4, avec un parastyle coupant et un protocône non réduit ; M^1 à paracône et métacône distincts au sommet ; parastyle

1. Schlosser compare *Hyaenodon minor* à l'original de Blainville. Il s'agit évidemment de l'original de *H. brachyrhynchus*.

Source : MNHN, Paris

net et protocône individualisé ; M^2 à pseudamphicône achevé et parastyle et protocône vestigiaux ; P_4 à bords antérieur et postérieur parallèles, avec développement variable du parastylide ; M_3 portant fréquemment des vestiges de talonide ; cingulum lingual très apparent aux prémolaires et aux molaires.

Description

Crâne

Nous ne reviendrons pas sur les particularités du crâne de *H. minor*, qui ont été signalées dans le chapitre traitant de l'anatomie crânienne du genre *Hyaenodon*. Rappelons seulement que cette étude repose sur plusieurs spécimens venant des Phosphorites, dans un état de conservation remarquable (pl. XXII, fig. 3a, b).

Denture

A. — *Denture supérieure*

(Pl. XXII, fig. 3b)

Prémolaires. — Un large cingulum court d'une extrémité à l'autre de la face linguale des prémolaires, sauf le long du métastyle de P^4. Il ébauche la dilatation postéro-linguale des trois premières prémolaires.

P^1 est une petite dent biradiculée, courte, conique, dont le plan interradiculaire coïncide avec le plan de symétrie parce que son bord postérieur n'est ni étiré, ni concave. La crête antéro-linguale rencontre le cingulum sans former de relief parastylaire.

P^2 est très semblable à P^1. Toutefois son bord postérieur concave porte une cuspidiole minuscule, en bouton, qui disparaît rapidement avec l'usure. Elle n'a pas non plus de parastyle.

P^3 est implantée obliquement : son axe antéro-postérieur fait avec celui de P^4 un angle variant entre 150 et 155°. Cette dent est chevauchée à la fois par l'extrémité distale de P^2 et par le parastyle de P^4. Une crête aiguë souligne le bord antérieur de l'éocône, nettement plus allongé que celui des deux prémolaires précédentes ; elle se tourne vers la face linguale pour rejoindre l'épais cingulum, participant à la formation d'un parastyle rudimentaire de même bauteur que le métastyle. Celui-ci s'arrondit derrière l'éocône ; à la base de la face linguale, le cingulum décrit un ample feston.

P^4 est caractérisée par la présence *constante* d'un épais parastyle parfaitement individualisé ; d'une longueur égale à la moitié de celle du métastyle, il est à peine plus bas que celui-ci. De sa face linguale, se détache le cingulum qui contourne le protocône avant de rejoindre la base du métastyle à la limite du sillon qui sépare ce dernier de l'éocône. A Fons 4 comme à Euzet-les-Bains, le protocône a la forme d'un plateau quadrangulaire à bords coupants alors que, dans les phosphorites, il tend à devenir triangulaire. Sa surface occlusale est accidentée de nombreuses rídulations d'émail. A Fons 4, se distingue encore une cuspide en croissant ; partout ailleurs elle est remplacée par une crête coupante.

Le métastyle est comprimé labio-lingualement en une haute crête épaisse. Sur la face labiale, la base de la couronne dessine un W tout à fait remarquable, souligné par le cingulum vestibulaire.

Molaires. — Les deux molaires ont été décrites de façon simplifiée par Depéret (1917). Elles n'ont pas atteint le même stade évolutif, la première étant demeuré plus primitive que la seconde. M^1. Le paracône et le métacône restent distincts sur 1/3 de leur hauteur, le premier semblant greffé sur le second ; leurs sommets sont séparés, celui du paracône un peu plus bas que celui du métacône, plus volumineux. A la base du paracône, persiste le protocône encore individualisé sous la forme d'une petite cuspide conique. Le parastyle est généralement présent ; c'est une crête épaisse surmontée d'une arête coupante, blottie à la base de l'angle formé par les faces vestibulaire et antérieure. La lame métastylaire est rectiligne.

A M^2, le pseudamphicône est complètement achevé et il ne subsiste aucune trace de la dualité originelle. Le parastyle a été absorbé par l'arête antéro-vestibulaire tandis que le protocône réduit détermine seulement une boursouflure à la base de la couronne. Le trigone a pris la forme pyramidale

Source : MNHN, Paris

caractéristique des espèces les plus évoluées ; il est suivi d'un métastyle deux fois plus long, à face linguale verticale, à face vestibulaire peu concave. En conséquence, l'extrémité distale de la lame métastylaire n'est pas déportée du côté labial.

B. — *Denture inférieure*

(pl. XXII, fig. 1 et 2)

Prémolaires. — Comme à la denture supérieure, le cingulum lingual des prémolaires est très développé, formant un large ruban continu depuis le parastylide jusqu'à l'extrémité du talonide, mais il tend à s'atténuer sur la moitié postérieure. Les spécimens des phosphorites diffèrent de ceux d'Euzet, par la moindre convexité des faces linguale et vestibulaire des dents moins globuleuses et par la présence d'un espace entre la canine et la P_1, qui serait en rapport avec l'allongement de la région alvéolaire.

P_1 est uniradiculée. Sa racine est très inclinée et située sous la moitié postérieure de la dent. Sa courte couronne fortement asymétrique est formée d'un cône principal, bas, à bord postérieur oblique et peu étiré. Ces caractères indiquent qu'il s'agit d'une dent en voie de disparition ; d'ailleurs, sur PU 10633, elle manque unilatéralement.

P_3 est également courte et asymétrique, avec le bord postérieur faiblement concave. Elle présente un début d'élargissement lingual de sa moitié postérieure, tandis que, du sommet de l'éoconide, descendent deux fines crêtes qui vont rejoindre les deux extrémités du cingulum.

P_2. A la confluence de la crête antérieure de l'éoconide en position centrale et du cingulum, se détache le parastylide, volumineux épaississement triangulaire. Derrière le cône principal, atteignant la moitié de sa hauteur, la base de la couronne se rebrousse en un talonide globuleux, dont le sommet est pincé en une crête, tandis qu'un sillon vestibulaire et lingual l'isole de l'éoconide.

P_4 est normalement un peu plus longue que P_3 (tabl. 8), tendance qui ira en s'accentuant dans les phosphorites, où la valeur moyenne de L_1 tombe à 91,39. Construite selon le même plan que P_2, P_4 en diffère par son parastylide mieux individualisé, jusqu'à former une minuscule crête, de même hauteur que le talonide. Ce dernier n'est pas plaqué contre l'éoconide, mais faiblement divergent si bien que les bords antérieur et postérieur de la couronne sont subparallèles à leur base, sur la face vestibulaire, comme chez *H. requieni*.

Molaires. — La première molaire est soit absente, soit fortement abrasée chez les individus quercynois. A Euzet comme à Headon Hills, à la base de la face antéro-linguale du paraconide subsiste un petit relief anguleux, vestige d'un parastylide qui existe aussi sur M_2 ; il s'observe très exceptionnellement sur les spécimens des phosphorites. Certains conservent aussi des rudiments de cingulum lingual sous la vallée séparant le paraconide du protoconide. Ni M_1, ni M_2 ne montre de réduction du talonide.

Sur M_3 s'observent aussi quelques caractères primitifs qui vont en s'atténuant des individus d'Euzet à ceux des phosphorites. Ainsi, le cingulum lingual, apparent, rejoint les vestiges du talonide, simple rehord en contre-bas du protoconide (Ge 686.94, ACQ 42, Qu 8650), contrairement à ce qu'a écrit Depéret (1917), tandis que sur la M_3 (B M 29 752) provenant de Hordle Cliff se distinguent encore deux minuscules cuspides alignées sur le protoconide et entourées par le cingulum.

Évolution

Hyaenodon minor a été un élément fréquent dans les faunes ludiennes.

Commune à Euzet-les-Bains, elle figure à Fons 4 (Gard), au Hordle, dans les Headon beds (Angleterre) et à Roc de Santa (Espagne). Toutes ces localités, sensiblement contemporaines, s'échelonnent entre le Ludien inférieur et moyen.

Le fragment de maxillaire gauche (9576), trouvé à Fons 4, présente quelques différences par rapport à ceux d'Euzet, qui peuvent être d'ordre individuel, mais qui peuvent également traduire un moindre degré évolutif : Fons 4 serait légèrement antérieur à Euzet.

Cray (1973) adopte une attitude prudente en désignant comme *H.* cf. *minor* le matériel provenant du Hordle et des Headon beds. En fait, cette distinction ne se justifie pas car les différences signalées (taille plus forte, région parastylaire mieux individualisée aux prémolaires) doivent être mises sur le

Source : MNHN, Paris

compte d'un stade évolutif un peu plus progressif. Par ailleurs, il n'a pas pu être mis en évidence de différences entre les spécimens venant des niveaux inférieur et supérieur des Headon beds. Ceci semble donner raison à Cray, qui considère que la faune de ces horizons est homogène et antérieure à l'horizon de Montmartre. Mais d'autres arguments suggèrent que les strates inférieures avoisinent la zone d'Euzet et les supérieures, celle de La Débruge. L'augmentation de taille par rapport à Euzet en serait une preuve.

Une voûte palatine (M. 36791) des Lower Headon Beds conserve une troisième prémolaire primitive dont le cingulum lingual porte une cuspide hémisphérique à la limite de l'éocène et du métastyle. A la lumière d'une cassure du maxillaire s'observe un sillon le long de la face postérieure de la racine distale de cette dent, vestige d'un stade où deux racines, vestibulaire et linguale, étaient distinctes. Ces caractères primitifs ont pu persister accidentellement, dans les Lower Headon beds ou bien dénotent un stade antérieur à Euzet.

D'autre part, du matériel étudié par Cray (1973), il faut retirer un maxillaire (M 25075) portant trois prémolaires et deux molaires et provenant des couches supérieures de Headon. Ce fragment, plus fort et plus coupant que son homologue chez *H. minor*, possède tous les caractères de *H. brachyrhynchus* auquel nous l'attribuons. Il est possible qu'un autre maxillaire (C 30775) du Sedwick Museum doive être rapporté aussi à cette espèce. Sur les diagrammes de variations (fig. G34, G35, G36), le premier spécimen se situe toujours entre les sujets d'Euzet et ceux de La Débruge. Or, nous avons vu que *H. brachyrhynchus* apparaît très vraisemblablement au niveau d'Euzet. Sa présence sous une forme un peu plus robuste à Headon Hill nous paraît un argument valable pour considérer les niveaux supérieurs de ce gisement comme contemporains de La Débruge.

Cray a placé en synonymie de *H. minor*, *H. aimi*, créé par Forster Cooper (1926) pour une mandibule trouvée à Hordle Cliff (Mammal beds). Bien que nous nous rallions aux vues de Cray, nous pensons qu'il a considérablement minimisé les différences entre cette pièce un peu plus primitive et l'holotype. A l'absence « of a distinct cuspule antero-internal to the paraconid on M_1 and M_2 » (1973, p. 88), comme chez *H.* cf. *minor*, il faut ajouter les dimensions plus faibles que *H. minor*, la persistance du cingulum à la base de la vallée séparant le paraconide du métaconide sur M_2, la présence d'une crête à l'emplacement du métaconide sur M_3.

A Roc de Santa (Espagne) la présence de *H. minor* est attestée par un fragment de maxillaire qui ressemble beaucoup à ceux d'Euzet. Bien que le matériel soit insuffisant pour pouvoir en tirer des conclusions évolutives, on peut noter que le cingulum de P^4 s'efface sur la face linguale et a disparu de la face vestibulaire.

Nous avons déjà signalé que *H. minor* des phosphorites présente aussi des variations par rapport à la forme d'Euzet. A ce sujet, Martin et Depéret ont déjà mentionné l'augmentation de taille. Le second auteur en tira même argument pour distinguer une mutation descendante. Leurs observations sont confirmées par les diagrammes de variations (fig. G33, 34, 35, 36) qui donnent en même temps une vision un peu différente de la leur. Le nuage de points des individus quercynois s'étale en travers des graphiques, à la périphérie de ceux de toutes les autres localités recensées. A l'intérieur, se dessine une tendance au regroupement autour de deux foyers, en-deçà et au-delà d'Euzet. Comme il fallait s'y attendre, l'ensemble des sujets des phosphorites n'est pas homogène. Cette dispersion est-elle la preuve d'un dimorphisme sexuel ou bien s'agit-il de chronoclines ou d'une spéciation en cours de réalisation ? Telles sont les hypothèses qui seront examinées successivement.

L'existence de dimorphisme sexuel paraît vraisemblable. *H. minor*, comme *H. requieni* et *H. brachyrhynchus*, est représenté par un nombre suffisamment élevé d'individus dans des strates bien datées pour que les différences sexuelles, si elles existent, soient perçues. Peu marquées au niveau des prémolaires, elles s'accentuent, tout en restant discrètes sur la carnassière. Les résultats sont plus probants à la mâchoire inférieure qu'à la supérieure, à cause du plus grand nombre d'individus. La disjonction entre les deux groupes s'observe également à Euzet et à Headon Hill. Mais dans le cas des phosphorites, on constate que l'amplitude de variation est plus forte que dans les deux gisements précités ; cet écart est dû à la fois à la présence d'individus plus grands et plus petits.

Apparemment le dimorphisme sexuel ne suffit pas à expliquer la diffusion des points du nuage. Il faut envisager d'autres arguments.

Source : MNHN, Paris

Comme précédemment, la présence de chronoclines n'aurait rien de surprenant bien que nous disposions de peu d'éléments bien datés pour l'affirmer. Mais l'accroissement de taille des individus d'Euzet aux Headon beds nous semble en faveur d'une telle interprétation et constituerait une preuve de la postériorité du second gisement sur le premier.

D'autre part, quelques individus des phosphorites dont la provenance (Memerlin) est certaine ne se distinguent pas de ceux d'Euzet. Ainsi se trouvent corroborés les résultats concernant l'âge de ce gisement, obtenus par l'étude d'autres éléments de la faune (Hartenberger et *al.*, 1975).

D'après cette hypothèse, les plus petits individus proviennent de niveaux antérieurs à Euzet et les plus grands de couches postérieures aux Headon beds, sans qu'on puisse fixer de limite supérieure à leur histoire. A priori, ceci n'est nullement contradictoire avec ce que l'on connaît actuellement sur la durée de remplissage du karst du Quercy.

Enfin il ne faut pas oublier que la différence de taille s'accompagne d'autres modifications qui peuvent aussi s'interpréter en fonction d'une lente évolution par rapport à Euzet : la disparition du talonide de M_3, la réduction du protocône de P^4, la réduction du parastyle de M^1, le développement du parastylide de P_4, la diminution de hauteur de la mandibule, l'allongement et l'espacement des prémolaires avec déroulement concomitant de la symphyse mandibulaire.

Il reste à examiner si la disjonction observée peut traduire une spéciation en cours. En d'autres termes y-a-t-il des espèces — et lesquelles — susceptibles de dériver de *H. minor* ?

Depéret et Martin se sont attachés à rechercher une éventuelle descendance, pour laquelle ils ont rencontré de réelles difficultés. Martin a proposé une phylogénie pour le moins surprenante, voyant dans *H. leptorhynchus* de l'Oligocène supérieur ou dans *H. cayluxi* et *H. dubius*, le terme de cette lignée. Écartant la première suggestion, Depéret adopta la seconde. Or *H. dubius*, d'origine asiatique, n'a aucune affinité avec l'espèce présente (cf. p. 151). Quant à *H. cayluxi*, la possession d'une P_1 biradiculée, donc plus primitive que *H. minor*, s'oppose à toute filiation directe entre ces deux espèces. Le même argument permet d'éliminer aussi *H. exiguus* de la descendance de *H. minor*.

Actuellement, aucun document ne prouve la persistance du rameau de *H. minor* à partir des éléments les plus grands et les plus forts, au-delà de la fin de l'Éocène supérieur.

Pour les petits individus, au vu des diagrammes de variations dentaires, la possibilité de lien avec *H. rossignoli* sp. nov. doit être examinée. Entre *H. rossignoli* et *H. minor*, les affinités sont très fortes, au point que nous avons hésité à distinguer une espèce nouvelle, pensant que cela pouvait être simplement un chronocline de *H. minor*, d'autant que les diagrammes de variations dentaires passent insensiblement de l'une à l'autre (fig. G33, 35, 37, 38) parfois se recoupent (P^2, P^3, P_2, M_2). La petite taille, la mandibule basse, les prémolaires courtes et serrées, la P_4 biradiculée, l'angle élevé entre P^3 et P^4 font de cette forme apparemment confinée aux phosphorites, un ancêtre possible pour *H. minor*. Mais l'absence de parastyle aux prémolaires, la fusion du paracône et du métacône plus avancée nous incitent à considérer *H. rossignoli* comme une espèce-sœur de *H. minor*, dérivant de la même souche. Enfin, argument complémentaire qui, par lui seul, aurait été insuffisant pour valider cette nouvelle espèce, une mandibule porte l'indication de provenance Memerlin, comme d'autres rapportées sans ambiguïté à *H. minor*. Les deux espèces auraient donc coexisté à une même époque.

En conclusion, la bipolarité observée sur les graphiques dentaires de *H. minor* apporterait la preuve de dimorphisme sexuel, au sein d'une espèce ayant persisté pendant un laps de temps suffisamment long pour manifester une lente mais certaine évolution par accroissement de taille accompagnée de modifications corrélatives dans le développement et l'espacement des prémolaires. Mais aucun élément ne permet d'affirmer que *H. minor* a été à l'origine d'autres espèces de *Hyaenodon*. Quant à la souche de *H. minor*, que Depéret avait envisagée à partir de *H. requieni*, elle demeure encore inconnue, car les ressemblances citées par cet auteur entre les deux espèces ne sont que des caractères plésiomorphes et ne traduisent pas des rapports phylétiques proches. L'histoire des *Hyaenodon* antérieurs au Ludien reste à découvrir.

Source : MNHN, Paris

HYAENODON ROSSIGNOLI sp. nov.

Holotype. — Un museau portant les six incisives, la canine et les quatre prémolaires gauches, P^2, P^3, P^4 et les deux molaires droites. Conservé au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8648. Une mandibule[1] (Qu 8306) aux rangées dentaires incomplète est associée au crâne : il manque les deux P_1, la P_3 gauche, la M_3 gauche, la droite étant très endommagée (pl. XXIII, fig. 3a, b, 4c).

Matériel. — Une partie du matériel attribué à *H. exiguus* et à *H. minor* par Martin et Filhol appartient à cette espèce.

Répartition stratigraphique. — Une mandibule provenant de fouilles récentes (fouilles L. Ginsburg) porte la mention manuscrite Memerlin, traditionnellement considéré comme étant d'âge ludien inférieur.

Derivatio nominis. — En hommage à Rossignol, grand collecteur de matériel dans les Phosphorites du Quercy.

Diagnose. — *Hyaenodon* au crâne de taille intermédiaire entre celui de *H. minor* et celui de *H. filholi* ; museau court ; canal naso-palatin non fermé sur toute sa longueur, une étroite lumière séparant les deux ptérygoïdes ; mandibule basse ; série dentaire continue, avec tendance au chevauchement des prémolaires ; angle des axes antéro-postérieurs de P^3 et de P^4 de l'ordre de 145 à 150° ; cingulum lingual des prémolaires très apparent ; protocône de P^4 non réduit ; dilatation linguale de P^3 importante ; sommets du paracône et du métacône encore distincts à M^1 ; parastyle absent à M^1 et M^2 ; protoconide court par rapport au paraconide, à M_3.

Description

Denture

A. — *Denture supérieure*
(pl. XXIII, fig. 3)

Prémolaires. — P^1 n'est pas fondamentalement différente de celle de *H. minor* : biradiculée, à cingulum lingual très apparent que rejoignent deux crêtes, antérieure et postérieure, issues de l'amphicône. Mais, ici, la dilatation postéro-linguale est très marquée, comme sur les deux prémolaires suivantes, et forme un large rebord à la base de l'éocône.

P^2 est proportionnellement plus longue que celle de *H. minor*. Son extrémité postérieure épaisse se retourne contre la base de l'éocône et est surmontée d'une petite cuspide hémisphérique.

P^3 ressemble beaucoup à celle de *H. minor* dans le développement du cingulum, l'élargissement lingual et le métastyle. L'aire parastylaire est cependant plus réduite et masquée par le bord postérieur de P^2, en vue vestibulaire. Son implantation est plus oblique que celle de son homologue chez *H. minor* ; son axe antéro-postérieur fait avec celui de P^4 un angle de 145°-150° (contre 150-155° chez *H. minor*).

P^4 aussi offre beaucoup de ressemblances avec celle de *H. minor*. Mais le protocône est moins développé et forme une excroissance triangulaire en regard de l'éocône. Il est bordé d'un cingulum coupant qui s'étend du métastyle au parastyle. Ce dernier est en général moins saillant que chez *H. minor* : c'est une petite pointe aiguë directement surmontée par le bord antérieur effilé de l'éocône. Le métastyle en lame épaisse atteint les 2/3 de la hauteur totale de la couronne.

Molaires. — Sur les M^1 non usées, la distinction entre le paracône et le métacône se perçoit encore. Le parastyle est réduit à l'état d'une crête prolongeant l'arête antéro-vestibulaire du paracône. La lame du métastyle est rectiligne et égale à la longueur de la base du pseudamphicône. Une rugosité marque l'emplacement du protocône.

1. Bien que cette mandibule s'articule parfaitement à la mâchoire supérieure ne laissant aucun doute sur leur appartenance au même individu, elle porte un n° d'inventaire différent.

Source : MNHN, Paris

M^2 n'a plus de parastyle ; le pseudamphicône est achevé. La face vestibulaire du métastyle est faiblement concave et le protocône totalement régressé.

Dans l'ensemble, prémolaires et molaires sont plus coupantes que leurs homologues chez *H. minor* ; de fines crêtes marquent la limites des différentes faces, les cuspides sont plus effilées.

B. — *Denture inférieure*
(pl. XXIII, fig. 4a, b et c)

Prémolaires. — Le type a perdu ses deux P_1 mais à droite, subsistent encore la racine antérieure et les deux alvéoles, qui sont parfois confondus en un seul, sur d'autres spécimens. Il est probable que les racines de la première prémolaire inférieure tendaient à fusionner.

P_2 ne diffère guère de son homologue chez *H. minor*. La petite cuspide en bouton, surmontant le talonide, est mieux individualisée. Il y a un épaississement cingulaire antéro-lingual qui donne un contour anguleux au bord antérieur de la dent.

P_3 est remarquable par sa symétrie, en face vestibulaire. Le plan interradiculaire coïncide avec le plan de symétrie de l'éconide. En dépit d'un cingulum épais que rejoint l'arête antérieure de l'éconide, il n'y a pas de parastylide individualisé. Il est remplacé par le même contour anguleux du bord antérieur de la dent que celui décrit sur P_2. Le talonide est bas et globuleux.

P^4 est plus courte que P_3, à l'inverse de *H. minor*. Un petit relief triangulaire tient lieu de parastylide. Le cingulum lingual a presque totalement disparu. Le bord postérieur de la couronne se relève à 90° pour former le talonide, courte lame épaisse.

Molaires. — Les deux premières molaires portent fréquemment un parastylide rudimentaire, à la base du paraconide. Sur Qu 8421, M_2 a un talonide plus court qui pourrait annoncer une ébauche de réduction ; sur Ge 686/100, le cingulum lingual très apparent est surmonté d'une crête se détachant de la base du protoconide, qui pourrait correspondre aux vestiges du métaconide.

M_3 porte exceptionnellement un cingulum lingual et un talonide rudimentaires. Son protoconide est court, comparé à celui des espèces de taille voisine (*H. minor*, *H. exiguus*), d'où un indice L_8 ($100 L Pa^d M_3 / L Pr^d M_3$) élevé.

Affinités

Hyaenodon rossignoli n'est pas connu en dehors des phosphorites du Quercy. En l'absence de données stratigraphiques précises, les relations phylétiques de cette espèce ne peuvent être envisagées que de façon conjecturale.

Morphologiquement, *H. rossignoli* rappelle beaucoup *H. minor* mais leurs ressemblances ont une origine plésiomorphe : prémolaires trapues, cingulum lingual saillant, pseudamphicône inachevé, protocône de P^4 important. D'autres caractères, comme la P_1 biradiculée, la faible longueur du protoconide de M_3, le rapport P_3/P_4, indiquent que *H. rossignoli* a, en fait, suivi une voie évolutive différente de celle de *H. minor*. La seule façon de concevoir les rapports entre ces deux espèces est de considérer qu'elles dérivent d'une même souche.

H. rossignoli semble s'éteindre sans descendance car les deux espèces, *H. exiguus* et *H. filholi* qui, par leurs caractères, leurs indices et leurs dimensions, auraient pu en dériver sont des émigrants d'origine asiatique quasi certaine.

ESPÈCES STAMPIENNES

HYAENODON DUBIUS Filhol, 1873

Holotype. — Un fragment de mandibule gauche portant P_2, P_3, P_4, M_1, et M_2, figuré par Filhol (1873 a, fig. 39, 40, 41) et conservé au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8627.

Source : MNHN, Paris

Synonymie. — *Hyaenodon leptorhynchus* L. & P. *sensu* Filhol, 1876b.
Hyaenodon aymardi Filhol, 1882b.
Hyaenodon leptorhynchus L. & P. *sensu* Lydekker, 1885.
Hyaenodon aymardi Filhol *in* Schlosser, 1887.
Hyaenodon aymardi Filhol *in* Martin, 1906.
Hyaenodon aymardi Filhol *in* Brunet, 1975.

Horizon-repère. — Filhol cite Saint-Antonin ; il précise quelques années plus tard (1876b), Raynal.

Gisements. — Ronzon (Haute-Loire), Phosphorites du Quercy dont Aubrelong 1, ltardios, et Mas-de-Got (Lot), Villebramar (Lot-et-Garonne) ; Montalban (Espagne). Probablement aussi Erghilyin-Dzo et Tatal Gol (Désert de Gobi), Kazakhstan [1].

Répartition stratigraphique. — Stampien inférieur et moyen.

Diagnose. — Espèce de taille moyenne, inférieure à *H. heberti* et supérieure à *H. exiguus*, au museau allongé ; prémolaires alignées et séparées par de courts diastèmes ; P^1 et P_1 biradiculées ; P^3 et P_3 plus longues que P^4 et P_4 ; P^4 à deutérocône fort saillant ; formation parastylaire pouvant former de véritables cuspides sur P_4 ; M^1 à protocône rudimentaire ; pseudamphicône achevé à M^1 et M^2.

Discussion

Six années après avoir figuré *H. dubius*, Filhol crée pour du matériel de Ronzon, une nouvelle espèce, très voisine, *H. aymardi*. Dans sa description, il se montre surtout préoccupé de la distinguer de *H. leptorhynchus* ; il insiste sur la brièveté des deux premières prémolaires et sur la présence « d'un gros mammelon » précédent l'éoconide de P_4. Par la suite, les auteurs n'ont accordé de crédit qu'à ce dernier caractère, au détriment de tous les autres et lui ont conféré une suprématie diagnostique. Or, *H. dubius*, comme les autres espèces de *Hyaenodon*, présente dans le développement du parastylide des prémolaires, une forte variabilité. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner les spécimens de Ronzon, d'Aubrelong 1 ou de Villebramar, où tous les stades de développement s'observent depuis la cuspide bien individualisée jusqu'à son absence. Lavocat (1951) a signalé ces différences mais a conservé la dénomination spécifique de Filhol, *H. aymardi*. De même, Gromova (1952) admet la présence de *H. dubius* à Erghilyin-Dzo et de *H. aymardi* à Tatal Gol, tout en reconnaissant que les deux espèces n'ont pas de caractères dentaires distincts. En effet, il y a coïncidence totale entre les domaines de variations, la disposition des dents et les dimensions des mandibules des holotypes de *H. dubius* et de *H. aymardi*, abstraction faite de la morphologie de P_4. En conséquence, nous pensons que leur distinction ne doit pas être maintenue et nous considérons *H. aymardi* comme un variant morphologique, synonyme de *H. dubius*. L'apparition d'un denticule en avant de la cuspide principale de P_4 et P^4 semble une tendance évolutive du genre et non un critère spécifique. S'il fait défaut chez *H. requieni* et chez *H. minor*, à Euzet-les-Bains (Ludien inférieur), dès le Ludien supérieur, il se manifeste chez la seconde espèce et sa fréquence augmente dans les différentes espèces, au cours de l'Oligocène. L'acquisition d'une cuspide supplémentaire aurait alors une signification évoluée et traduirait un allongement de la partie sécante de la denture et un accroissement de son caractère tranchant.

Tout le matériel rapporté traditionnellement à *H. aymardi* appartient donc à *H. dubius*, y compris le crâne et la mandibule des phosphorites primitivement attribués à *H. leptorhynchus* par Filhol, puis à *H. aymardi* par Lydekker (1885).

Description

Hyaenodon dubius appartient au morphotype longirhynque. Il avait probablement un museau aussi long que celui de *H. heberti* car les longueurs de leurs séries de prémolaires sont comparables.

1. Schlosser (1902) rapporte aussi à *H. dubius*, une M^3 d'Esselberg, un métatarsien du Sidérolithique de Veringenstadt et une phalange de Veringendorf figurée par Jäger (1853, p. 149, pl. 3, fig. 3).

Source : MNHN, Paris

D'après Martin, cet allongement tient non seulement au volume important des dents mais aussi à l'espacement des trois premières prémolaires. Cette disposition présentant une forte variabilité d'un spécimen à l'autre, nous avons essayé d'en chercher la cause par comparaison de matériel bien daté, provenant de récoltes récentes dans les phosphorites (Aubrelong 1 et Itardios), avec celui de Ronzon. Aubrelong 1 se situe par l'ensemble de sa faune à proximité de Ronzon et date du Stampien inférieur (Lange 1970) alors qu'Itardios, contemporain de Montalban (Espagne) est plus tardif (Stampien moyen).

Les diastèmes s'observent constamment à la mandibule, entre P_2 et P_3 et au maxillaire entre P^1 et P^2 ; fréquemment, un espace sépare la canine de la P^1 et les deux prémolaires inférieures, antérieures. Ainsi, sur une coûte palatine de Ronzon, P^1 et P^2 sont distants de 9 mm. Pour un palais venant d'Itardios, l'écart n'est que de 2,4 mm. D'autre part, à la mandibule, le diastème entre P_2 et P_3 mesure respectivement 2,8, 3,1 et 3 mm chez un jeune adulte, un adulte et un adulte âgé d'Aubrelong 1 ; à Ronzon, pour deux adultes agés, il atteint 3,5 et 5,8 mm. Deux causes semblent *a priori* avoir joué un rôle déterminant, conjointement ou séparément : l'âge individuel, déterminé à partir de l'abrasion dentaire, et l'évolution intraspécifique. Vraisemblablement, les diastèmes se développaient au cours de la croissance des individus, peut-être même en rapport avec l'usure dentaire. Quant à l'éventualité d'un allongement au cours de l'Oligocène moyen, le matériel est en quantité insuffisante pour le démontrer.

La mandibule en forme de bateau ressemble à celle de *H. leptorhynchus*.

Sur le crâne, les bosses frontales supraorbitaires sont moins saillantes que chez les espèces ludiennes et encadrent une dépression médiane peu profonde.

Denture

A. — *Denture supérieure.*

(pl. XXIV, fig. 1 et pl. XXV, fig. 2)

Prémolaires. — P^1 est une dent biradiculée, à cingulum lingual fort ; son éocône est peu dissymétrique en raison d'un bord postérieur concave court.

P^2 est plus longue que haute. A la jonction du bord antérieur et du cingulum lingual, il n'y a pas de parastyle. Le sommet de l'éocône est rejeté en arrière et se projette au-delà de l'espace interradiculaire ; son bord postérieur à peine incurvé s'interrompt aux deux tiers de sa hauteur et fait place à un denticule hémisphérique.

P^3 fait avec l'axe antéro-postérieur de P^4 un angle de 150° environ. Le plan interradiculaire se confond avec le plan de symétrie de l'éocône ; celui-ci est précédé, comme chez *H. exiguus*, d'un rebord circulaire qui porte un petit parastyle pointu, visible seulement en face linguale.

Le diamètre vestibulo-lingual postérieur est plus faible que l'antérieur ; la dilatation linguale se limite à un élargissement cingulaire modéré. En arrière de ce dernier, le cingulum se prolonge et contourne le métastyle conique.

P^4 a toujours une longueur inférieure à celle de P^3. En face vestibulaire, cette dent tend à devenir symétrique par développement d'un parastyle ; toutefois, celui-ci n'atteint jamais les dimensions de la lame métastylaire. Le protocône a une forme de plateau incliné, bordé d'un cingulum coupant ; il occupe une position médiane face à l'éocône et avance franchement vers le milieu du palais. Au cours du Stampien inférieur, il n'accuse pas de réduction mais le cingulum qui courait sur toute la face linguale s'efface peu à peu.

Comme aux prémolaires antérieures, des arêtes effilées bordent l'éocône.

Molaires. — La fusion du paracône et du métacône est plus avancée que dans les espèces précédentes. La dualité originelle se perçoit encore cependant sur M^1, sous forme d'une dénivellation de l'arête antéro-vestibulaire du pseudamphicône que prolonge un court sillon. Toute trace en a disparu à M^2.

Les parastyles ont disparu. Sur M^1 seulement, une minuscule pointe linguale marque la persistance du protocône vestigial que l'attrition effacera rapidement.

Source : MNHN, Paris

B. — *Denture inférieure.*
(pl. XXIV, fig. 3a et b et pl. XXV fig. 1a et b)

Les *prémolaires* sont alignées et espacées, sauf les deux dernières qui sont juxtaposées.

P_1 et P_2 n'offrent pas de particularités remarquables ; elles sont biradiculées, à bord postérieur peu concave, à cingulum lingual net et n'ont pas d'élargissement postéro-lingual. L'éoconide de P_2 est suivi d'un talonide arrondi, relativement important.

P_3 ressemble beaucoup à son homologue supérieure mais elle est plus étroite. Le parastylide, quand il existe, se situe sur la face linguale du rebord circulaire précédant l'éoconide. Le talonide épais se détache nettement à l'arrière de la dent.

P_4 est plus courte que P_3 malgré le développement variable du parastylide sur lequel nous ne reviendrons pas. Nous signalons cependant que sur l'holotype, il était vraisemblablement faible et qu'à son emplacement, l'éocône de P^3 a creusé une cupule. Une disposition identique s'observe sur BM 2346, Q25, Qu 8635, Qu 8627, Qu 8314 et Au 2437.

Le talonide se sépare de l'éoconide comme à P_3 et s'élève plus haut que le parastylide.

Molaires. — La série des molaires représente environ les 2/3 de celle des prémolaires.

M_1 et M_2 rappellent celles de *H. brachyrhynchus*. M_3 s'en distingue par l'allongement de son protoconide par rapport au paraconide. Les parastylides sont fortement individualisés, le cingulum lingual fait souvent saillie mais il n'y a aucune trace de talonide.

C. — *Variabilité*

Les diagrammes de variation (fig. G.39 à 42) témoignent d'une augmentation de taille, au cours de la première moitié de l'Oligocène : d'Aubrelong 1 à Villebramar pour la mandibule, de Ronzon à Itardios pour les dents supérieures.

D'après ce caractère, les différents gisements mongols ayant livré *H. dubius* ne sont pas synchrones : Erghilyin - Dzo serait plus ancien que ceux du Kasakhstan et même qu'Aubrelong 1 tandis que Tatal Gol et les localités de la région du lac Tshelkas-Teniz seraient plus rétents qu'Itardios, donc relativement élevés dans le Stampien.

Hyaenodon dubius apparaît dans les phosphorites du Quercy, au niveau d'Aubrelong 1. Huit individus au minimum y ont été dénombrés. D'après le degré d'usure dentaire, tous les âges sont représentés depuis le jeune adulte jusqu'au sujet très âgé ; le vieillissement individuel se marque par le changement d'orientation des facettes d'attrition, passant de subverticale à subhorizontale, qu'accompagne un déchaussement partiel des dents.

Une M^2 usée, provenant de Mas-de-Got, a probablement appartenu à *H. dubius*, car ses dimensions, trop faibles pour *H. gervaisi*, surpassent nettement celles des autres espèces contemporaines. Sa place sur le diagramme de variation, à proximité de la M^2 d'Itardios, nécessite quelques réserves en raison de l'évaluation par défaut du diamètre antéro-postérieur de cette dernière ; de toute façon, ces deux gisements doivent être d'âge très voisin, d'après les autres données fauniques.

La présence de *H. dubius* à Montalban (Espagne) repose sur une P^4 morphologiquement identique à celles de Ronzon, en particulier dans l'importance du cingulum lingual, continu, qui borde le protocône. Par sa taille, elle rivalise avec le matériel d'Itardios.

Affinités

S'il est possible de retracer avec précision l'histoire de *H. dubius* pendant la première moitié du Stampien, en Europe, il est difficile de déterminer ses relations avec les autres espèces contemporaines ou antérieures. Par sa taille, *H. dubius* se rapproche de *H. leptorhynchus*, comme l'ont remarqué Filhol, Schlosser et Depéret ; par sa morphologie robuste, il évoque plutôt *H. heberti*. Or ces trois espèces appartiennent au morphotype longirostre et leurs ressemblances peuvent n'être qu'une convergence.

Son isolement phylétique tient probablement à son origine en dehors de l'Europe occidentale.

Source : MNHN, Paris

Sa présence à Erghilyin-Dzo, à la base de l'Oligocène, alors qu'il manque dans les niveaux occidentaux sensiblement de même âge (Soumailles), donne du poids à cette hypothèse. Il aurait fait partie du long cortège d'immigrants qui témoignent de l'existence de communications entre Asie et Europe, au rythme des allées et venues du détroit de Turgaï, à cette époque. Son rôle de prédateur l'a rejeté dans l'arrière-garde du flot procédant au renouvellement faunique après la « Grande Coupure » de Stehlin.

L'épisode européen semble avoir été de courte durée et sans lendemain puisque cette espèce disparaît au Stampien moyen. Dans le matériel de Rigal-Jouët, figurent quelques dents isolées, dont une P^3 à forte dilatation postéro-linguale, qui ont dû appartenir à une espèce longirhynque de taille voisine de celle de *H. dubius*. Mais ces restes sont trop fragmentaires pour être identifiés avec certitude et peuvent avoir appartenu à une espèce différente, aussi les désignerons-nous sous le nom de *Hyaenodon* sp.

H. dubius survit jusqu'à l'Oligocène supérieur dans la faune de Benara où Gabounia (1966) a mentionné sa présence.

HYAENODON LEPTORHYNCHUS Laizer et Parieu, 1838

Synonymie. — *Hyaenodon leptorhynchus* L. & P. *in* Blainville, 1839.
non *Hyaenodon leptorhynchus* L. & P. *in* Filhol 1876.
pro parte *Hyaenodon vulpinus* Gervais *in* Filhol 1876.
Hyaenodon vulpinus sensu Filhol *in* Martin 1906.
Hyaenodon milloquensis Martin 1906, (pl. 17, fig. 2 ; pl. 19, fig. 10).
Hyaenodon bavaricus Dehm 1935 (pl. 1, fig. 1, 2, 3, 4).
Hyaenodon vulpinus sensu Filhol *in* Crochet 1971.

Horizon-repère. — Cournon (Stampien supérieur).

Répartition stratigraphique. — Stampien s.l.

Distribution géographique. — Villebramar, Mas-de-Got, Pech-du-Fraysse, Cournon, Saint-Martin-de-Castelvi, La Milloque et Dieupentale ; Möhren 13 et Gunzenheim (Allemagne).

Diagnose. — *Hyaenodon* de taille moyenne, intermédiaire entre *H. dubius* et *H. exiguus*, à mandibule basse et museau allongé ; P_1 et P_2 isolées des dents voisines par des diastèmes ; P_3 fortement dissymétrique en raison de la présence d'un long talonide ; P_4 plus courte que P_3 ; cingulum lingual développé, formant un rebord ; série des molaires courte par rapport à celle des prémolaires ; molaires à pseudamphicône achevé, à parastyle et protocône régressés. P^3 à forte proéminence postéro-linguale ; P^4 à protocône quadrangulaire bordé d'un cingulum large et épais.

Remarques sur la synonymie. — Bien qu'il s'agisse de l'espèce-type, représentée par une mandibule presque complète, *H. leptorhynchus* a été souvent l'objet de confusions de la part des anciens auteurs. Les spécimens recueillis ont été rapportés tantôt à *H. vulpinus* au sens de Martin, tantôt à *H. exiguus* ; parfois ils ont même été décrits comme les types d'espèces nouvelles. Ces méprises sont consécutives à l'ignorance de la variabilité morphologique qui pourtant n'est pas plus grande dans cette espèce que dans les autres.

C'est ainsi que, faute d'en avoir tenu compte, Martin (1906) et Dehm (1935) sont amenés à distinguer deux espèces particulières à La Milloque et à Gunzenheim.

H. milloquensis Martin a pour syntypes une mandibule et un fragment de museau portant une partie de la denture lactéale, chez lesquels les diastèmes sont peu développés ; mais les prémolaires sont longues et étroites, P_3 a un diamètre antéro-postérieur supérieur à celui de P_4 qui, elle, est identique à celle de Cournon.

H. bavaricus Dehm est aussi fondé sur une mandibule. Dehm, après avoir fait référence à *H. milloquensis*, fait état de la brièveté de P_3 et P_4, pourtant tout à fait semblables à celles de *H. leptorhynchus*. Les différences de taille entre *H. milloquensis*, *H. bavaricus* et *H. leptorhynchus* sont nettement insuffisantes pour constituer un caractère spécifique valable, en conséquence, nous rapportons les espèces de Martin et de Dehm à *H. leptorhynchus* (voir fig. G43).

Source : MNHN, Paris

Description

Denture supérieure.

Prémolaires. — Les prémolaires sont caractérisées par le développement du cingulum lingual qui forme une large bande, courant d'une extrémité à l'autre de la dent.

P^1, biradiculée, en forme de cône dissymétrique en raison de son bord postérieur plus long que l'antérieur, est séparée par un court espace de l'alvéole de la canine.

P^2. Un autre diastème beaucoup plus important sépare P^2 de P^1 chez *l'adulte*. P^2, très semblable à P^1 en plus grand, est plus courte que son homologue inférieure.

P^3. C'est la plus longue de toutes les prémolaires et aussi la plus basse. Le parastyle quand il existe, est bas. Elle est surtout remarquable par le développement du cingulum lingual, à la limite du métastyle et de l'éocône, développement qui peut aller jusqu'à constituer une véritable cuspide. La largeur maxima de la dent se situe en conséquence au niveau de la moitié postérieure.

P^4 conserve un protocône fort et large dont les contours quadrangulaires sont soulignés par le cingulum lingual. Le parastyle bien développé, est robuste.

Molaires. — Le parastyle et le protocône ont complètement régressé sur les deux molaires. La fusion du paracône et du métacône est totale. Au pseudamphicône pyramidal fait suite un long métastyle fortement concave sur la face vestibulaire.

Denture inférieure.
(pl. XVII, fig. 4 et XXI, fig. 3)

Prémolaires. — Les prémolaires inférieures portent aussi un fort cingulum lingual.

P_1, également biradiculée, est à proportion plus courte et plus épaisse que P^1.

P_2. — Cette dent est très allongée par étirement de son talonide qui s'accroît au cours du Stampien, en même temps qu'il s'élargit dans sa moitié postérieure. Quelquefois, il est surmonté d'une petite cuspide pointue.

P_3 est plus longue que P_4. Le large cingulum lingual, relevé brusquement à l'avant et à l'arrière de la dent a un dessin anguleux. Il n'y a pas de véritable parastylide mais seulement un épaississement à son emplacement, tandis que le talonide est surmonté d'une cuspide conique.

P_4. — Cette dent courte est habituellement dépourvue de parastylide dont la fréquence décroît du Stampien inférieur au Stampien moyen. Comme sur les autres prémolaires, le cingulum lingual est très apparent.

Molaires. — La série des molaires représente seulement de 50 à 60 % de celle des prémolaires.

M_1 et M_2 n'offrent pas de particularité, si ce n'est qu'elles sont plutôt basses par rapport à leur longueur. Le sommet des protoconides atteint à peine la hauteur de l'éoconide de P_3.

Sur M_3, le sommet du paraconide se replie lingualement et du crochet formé, une côte descend en direction de la vallée le séparant du protoconide qui est relativement étiré.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE & ÉVOLUTION

Le plus ancien gisement dans lequel *H. leptorhynchus* a été mentionné serait Ronzon, d'après Filbol (1882b) qui, à l'instigation d'Aymar, lui attribue une mandibule et un maxillaire présentant quelques différences avec le type (moindre allongement et plus grande hauteur des prémolaires, P_2 courte). Malheureusement, Filhol n'a pas figuré ses spécimens et vraisemblablement ils ont disparu. Lavocat (1951) affirme avoir vu la mandibule dans les collections du M.N.H.N. mais nous ne l'y avons pas retrouvée. Quant au maxillaire indiqué, il ne correspond pas à la description donnée par Filhol. Il aurait été intéressant de retrouver ce matériel car la présence à Ronzon de deux espèces de *Hyaenodon* de taille moyenne (*H. dubius* et *H. leptorhynchus*) paraît suspecte d'autant que Filhol semble les avoir

Source : MNHN, Paris

difficilement distinguées l'une de l'autre. Auparavant (1876), il a attribué à *H. leptorhynchus* un crâne et une mandibule de *H. dubius* provenant du Quercy. En tout cas, dans le matériel de Ronzon actuellement disponible, rien ne permet de confirmer cette détermination dont nous ne tenons pas compte.

Pour le moment, les niveaux les plus anciens où la présence de *H. leptorhynchus* est attestée de façon certaine sont ceux de Villebramar et de Möhren 13 (Allemagne). A Möhren 13, l'espèce est représentée par une soixantaine de dents isolées, plus ou moins bien conservées ; à Villebramar, Brunet signale la découverte d'une M_3 tout à fait comparable à celles de Möhren 13.

H. leptorhynchus figure aussi dans divers gisement du Stampien moyen des phosphorites dont Mas-de-Got (Lot). Il est possible qu'une M_3 et une M^1 isolées trouvées à Rigal-Jouët doivent lui être aussi rapportées. Les dimensions de ces dents excèdent de beaucoup celles des autres carnassières inférieures recueillies dans le même gisement et appartenant à *H. exiguus*. Leur grande taille les amène à occuper sur les diagrammes de dispersion (fig. G44, 46) une place dans le domaine de variation de *H. leptorhynchus*, à côté des spécimens de Villebramar et de Möhren 13.

Les dépôts de Pech Desse et de Pech du Fraysse, proches à la fois dans l'espace et dans le temps, renfermeraient des espèces différentes : *H. exiguus* à Pech Desse, *H. leptorhynchus* à Pech du Fraysse. Quelques dents de Pech Desse pourraient, par leurs dimensions, appartenir à *H. leptorhynchus* mais elles s'en distinguent par leur aspect plus acéré.

En Aquitaine, Bergounioux et Crouzel (1968) lui attribuent une mandibule venant de Saint-Martin-de-Castelvi, complétée depuis par une voûte palatine appartenant au même individu et portant P^2 et P_3 gauches.

H. leptorhynchus constitue un élément banal de la faune mammalienne de la plupart des gisements de la fin du Stampien moyen. Martin (1906) mentionne dans les collections du Musée Longchamps à Marseille, un fragment de maxillaire venant de St-Henri, qu'il présume appartenir à « une forme très proche de *H. leptorhynchus* ». Le matériel que nous avons retrouvé comprend en fait trois spécimens dont l'état de conservation et la restauration défectueuse laissent planer un doute sur sa détermination qui paraît hautement probable. Mais il n'est pas certain qu'il s'agit des pièces de Martin. En revanche, au Département des Sciences de la Terre de Lyon, nous avons trouvé une partie de maxillaire provenant de Séon St-André (Bouches-du-Rhône), tout à fait caractéristique de cette espèce.

A La Milloque et à Gunzenheim, plus récents que Cournon, *H. leptorhynchus* a été décrit par Martin sous le nom de *H. milloquensis* et par Dehm (1935) sous celui de *H. bavaricus*. Les différences sur lesquelles s'appuient ces deux auteurs pour fonder leurs espèces relèvent uniquement de la variabilité intraspécifique. Dieupentale est le dernier niveau où *H. leptorhynchus* est présent à côté de *H. gervaisi*. Il est possible qu'une M_2 de *Hyaenodon* trouvée à Moissac appartienne à cette espèce mais elle est trop endommagée pour pouvoir l'affirmer, sans restriction.

Affinités

H. leptorhynchus appartient morphologiquement au même type que *H. dubius* et *H. exiguus* : museau allongé, diastèmes entre les prémolaires, régression du protocône, pseudamphicône achevé. Les ressemblances sont particulièrement marquées avec *H. exiguus*, à un tel point que l'on peut se demander si cette espèce n'est pas simplement un stade ancestral de *H. leptorhynchus*. Le recouvrement partiel de certains diagrammes de dispersion dentaire, la présence exclusive de l'une ou l'autre espèce dans des gisements contemporains n'apportent-ils pas des arguments en faveur de cette hypothèse ? Möhren 13 apporte la réponse, grâce à sa population de *H. leptorhynchus* à la fois la plus importante et la plus ancienne stratigraphiquement.

Les individus de Möhren 13 sont un peu plus primitifs que le type et de façon générale que ceux du Stampien moyen. Le cingulum lingual est moins apparent, les régions parastylaires longues avec une cuspide plus ou moins individualisée, des dimensions plus faibles. Sur les diagrammes de dispersion (fig. G43 à G46), les petits *H. leptorhynchus* voisinent avec les grands *H. exiguus*, ce qui pourrait s'interpréter comme une séparation artificielle entre petits et grands ou entre mâles et femelles d'une seule et même espèce. Seulement, ils proviennent de gisements qui ne sont pas contemporains ; par conséquent, en tenant compte du niveau stratigraphique, il s'agit bien de deux espèces distinctes dont les

Source : MNHN, Paris

relations phylétiques devaient être proches. Martin trouve que *H. milloquensis* rappelle *H. minor*. En fait, ces deux espèces sont très différentes puisque *H. minor* a une P_1 uniradiculée. Il paraît beaucoup plus probable que *H. leptorhynchus*, comme *H. dubius*, est un immigrant d'origine asiatique, venu après la Grande Coupure et que ces deux espèces dérivent d'une souche commune allochtone.

HYAENODON CAYLUXI (Filhol, 1876)

Holotype. — Un fragment de mandibule gauche portant l'alvéole de P_1, P_2 P_3, P_4 et les trois molaires. Conservé au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8622.

Synonymie. — *H. cayluxi* Filhol (1876, pl. 31, fig. 154, 155, 156).
H. aff. leptorhynchus L & P *in* Martin (1906, pl. 19, fig. 3).
H. martini Depéret 1917 (sous réserves).

Niveau-repère. — Aucune précision ne peut être donnée. Filhol mentionne seulement que le type a été trouvé aux environs de Bach (Lot).

Répartition stratigraphique. — Cette espèce n'est pas connue en dehors des phosphorites du Quercy.

Diagnose. — *Hyaenodon* de taille moyenne, à série dentaire jugale sans diastème ; P_1 biradiculée, P_2 à talonide moyennement étiré ; P_3 et P_4 dépourvues de parastylide, de tailles subégales, à cône principal comprimé et à cingulum peu apparent.

Description

Il n'y a pas grand-chose à ajouter à la description donnée par Filhol (1876, p. 205...). Aucun matériel nouveau ne peut être attribué sans ambiguïté à cette espèce, en particulier les déterminations de maxillaires et de dents isolées, faites par Martin (1906) sont sujettes à caution.

La fossilisation a fortement corrodé la mandibule et l'émail dentaire du type, altérant en partie les caractères (pl. XXIV, fig. 2a et b). La faible hauteur du corps mandibulaire, la juxtaposition des prémolaires alignées, la troisième molaire imparfaitement dégagée de la branche montante doivent probablement s'interpréter comme des caractères juvéniles, à l'instar de ceux observés chez d'autres espèces.

P_1 était biradiculée. Il paraît peu vraisemblable que son implantation ait été oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur de la rangée dentaire, comme le pensait Filhol. Mais sa racine postérieure est deux à trois fois plus forte que son antérieure.

P_2, P_3 et P_4 sont courtes, parce que le bord antérieur de leur éocoride s'élève régulièrement à partir de la base de la couronne. Par conséquent, la moitié antérieure de la dent a une longueur inférieure à celle de la moitié postérieure.

L'indice L_5 ($100LP_2/LP_4$) a une valeur moyenne peu élevée (tab. 8) qui se rencontre habituellement chez les espèces du Ludien ou chez celles à museau court.

Les molaires n'offrent aucune particularité. Comme les prémolaires, elles ont, par leurs dimensions et leurs indices intermédiaires entre celles de *H. minor* et celles de *H. dubius* (fig. G43 et G44).

Affinités

S'il est délicat d'envisager la position phylétique de *H. cayluxi* en l'absence de toute donnée stratigraphique, il est possible de rechercher d'éventuels liens morphologiques.

Selon Schlosser, *H. cayluxi* se situerait phylétiquement près de *H. minor*. Depéret reprit cette suggestion et la poussa à l'extrême, en faisant de *H. cayluxi* et *H. dubius* les termes stampiens de lignées

Source : MNHN, Paris

issues de *H. minor*. Filhol préféra tenter un rapprochement avec *H. leptorhynchus* alors que Martin optait pour *H. dubius*. La P_1 biradiculée, les prémolaires étroites et effilées, la grande taille de M_3 écartent *H. cayluxi* de *H. minor*. En revanche, les dents ne sont pas assez robustes et un peu petites pour appartenir à *H. dubius*. Il est certain que c'est de *H. leptorhynchus* que *H. cayluxi* se rapproche le plus. Les dents prises séparément sont tout à fait semblables à celles du *H. leptorhynchus* de Möhren 13 qui est un peu plus primitif que le type de Cournon. Nous ne connaissons rien du développement des diastèmes entre les prémolaires à Möhren 13 puisque les dents ont été trouvées isolées mais chez d'autres espèces (*H. dubius*, *H. exiguus*), on peut observer que l'espacement des dents apparaît au cours de la croissance des individus. Or, l'absence de facettes d'usure sur P_3 et P_4, la M_3 incomplètement dégagée de la région alvéolaire corroborent l'hypothèse selon laquelle l'holotype de *H. cayluxi* aurait appartenu à un jeune *Hyaenodon leptorhynchus*. Toutefois, en attendant qu'un matériel complémentaire confirme (ou infirme) cette synonymie, pour tenir compte des différences constatées, nous proposons de le désigner sous le nom de *H. aff. leptorhynchus*.

Ce morphotype est rare dans les collections ; en toute rigueur, trois ont été dénombrés. Probablement, il faut également en rapprocher *H.* aff. *leptorhynchus*, mandibule figurée par Martin (1906, pl. 19, fig. 3) que Depéret prit pour type de *H. martini*, estimant que le hiatus séparant l'holotype de la forme affine était trop grand et justifiait la création d'une espèce nouvelle. Nous n'avons pas retrouvé cette pièce dans les collections du Laboratoire de Paléontologie de Montpellier ; d'après la description qu'en donne Martin, généralement fidèle observateur, ses caractères coïncident assez bien avec ceux de *H. cayluxi* :

Martin souligne que la principale différence provient de l'absence de diastèmes entre les prémolaires qui ont des dimensions à peu près comparables à celles de *H. leptorhynchus*.

HYAENODON EXIGUUS (Gervais, 1873)

Holotype. — Un fragment de mandibule droite portant M_2 et l'alvéole de M_3. Figurée par Gervais (1873, pl. 16, fig. 3). Conservée au M.N.H.N. sous le numéro Qu 8357.

Synonymie. — *Pterodon exiguum* Gervais, 1873, pl. XVI, fig. 3.
Hyaenodon exiguus Gervais, 1876.
Hyaenodon compressus Filhol, 1876, fig. 161, 162, 163.
Hyaenodon vulpinus Gervais *in* Filhol, 1876, fig. 168, 170, 173, 174, 175.
pro parte *Hyaenodon compressus* Filhol *in* Martin, 1906.
Hyaenodon vulpinus Filhol *in* Martin, 1906.
Hyaenodon aff. *compressus* Filhol *in* Helbing, 1928.
Hyaenodon filholi Schlosser *in* Helbing, 1928.
Hyaenodon vulpinus Gervais *in* Lavocat, 1951.
Hyaenodon vulpinus Gervais *in* Ginsburg, 1969.

Gisements. — Phosphorites du Quercy *s.l.* dont Saint-Antonin, La Plante, Rigal-Jouët, Pech Desse (Lot), La Combératière (Lot-et-Garonne), Antoingt (Puy-de-Dôme), Étampes (Essonne), Coderet-Branssat [1] (Allier), Montalban (Espagne).

Répartition stratigraphique. — Stampien moyen et supérieur.

Diagnose. — *Hyaenodon* au crâne longirhynque de la taille de celui d'un renard. Canal naso-palatin entièrement fermé par la fusion des ptérygoïdes se prolongeant en une courte apophyse ventrale. Mandibule mince et grêle, à fosse massétérine déformée par les insertions musculaires et symphyse étroite. Dentition effilée et tranchante ; prémolaires alignées et espacées chez l'adulte, par des diastèmes entre P^1 et P^2 et P_2 et P_3, d'une longueur inférieure à 0,5 mm ; P^1 et P_1 biradiculées ; P^3 et P_3 longues, au bord antérieur étiré, formant un rebord circulaire bas, sans parastyle, ou stylide ; paraangle entre

1. les fragments A.M.N ¼ 11007 qui portent la mention " chatelperron " pourraient provenir de Coderet-Branssat.

Source : MNHN, Paris

P^3 et P^4 variant entre 155° et 160° ; P^4 à protocône triangulaire réduit ; P_4 courte, exceptionnellement pourvue d'un parastylide ; pseudamphicône des molaires supérieures achevé ; protocône de M^2 régressé ; M_3 longue par rapport à la hauteur de la mandibule.

Description

Denture

La denture est remarquable par sa minceur ; ce caractère, associé à l'élongation des prémolaires, contribue à lui donner une allure effilée qui se retrouve aussi chez une espèce plus petite, *H. filholi*.

A. — *Denture supérieure*

L'étroite juxtaposition des molaires contraste avec l'espacement des prémolaires mais, sauf entre les deux premières, il n'est pas possible d'apprécier valablement la longueur des diastèmes qui les séparent (pl. XXVI, fig. 4 et 5).

Prémolaires. — P^1 est une dent biradiculée, unicuspidée dont le bord postérieur de l'éocône est court et peu concave.

P^2 diffère de la précédente par son bord postérieur fortement concave. Son cingulum lingual large reçoit une crête de l'éocône sans former de parastyle.

P^3 n'a pas de parastyle comme P^2 ; à son emplacement, le bord antérieur de l'éocône s'étire et s'étale en un rebord circulaire. Le cingulum lingual, après avoir reçu une crête de l'éocône, s'épaissit modérément en un lobule crénelé dans sa moitié postérieure.

P^4 montre une tendance très nette à la réduction du protocône. Celui-ci revêt, chez les individus les plus évolués (ceux de Pech Desse, par exemple), la forme d'une étroite excroissance triangulaire, surmontée d'un denticule piquant, en face de l'éocône. Le bord antérieur de la dent est court. Parfois, il porte un parastyle trapu ; le plus souvent, il ébauche une plateforme comme sur P^3. Le métastyle diverge de l'éocône et atteint les 2/3 de sa hauteur.

Molaires. — La longueur des deux molaires est inférieure à la moitié de celle des prémolaires.

Contrairement à la description de Martin, le paracône et le métacône ont complètement fusionné ; l'angulation de l'arête antérieure du pseudamphicône de M^1 est la seule marque de la dualité originelle.

Le parastyle de M^1 est en voie de disparition ; il persiste quelquefois dans le prolongement du cingulum antérieur tandis que le protocône est fortement réduit ; sa racine est coiffée d'un minuscule denticule, plaqué contre la base du pseudamphicône. Quant au métastyle, il a la forme d'une lame ondulée, à concavité vestibulaire faible ; il se termine par une pointe effilée, débordant d'un tiers environ de sa longueur totale, en arrière de la racine postérieure.

Sur M^2, la concavité de la face vestibulaire s'atténue ; le métastyle est aligné sur le pseudamphicône qui a incorporé le parastyle et recouvre l'extrémité du métastyle de M^1 (pl. XXVI, fig. 2).

B. — *Denture inférieure*
(pl. XXVI, fig. 1a, b, 3a, b)

Prémolaires. — P_1 et P_2, biradiculées et morphologiquement très semblables, ne montrent aucune tendance à la fusion des racines, contrairement à l'opinion de Martin. L'éoconide, fortement dissymétrique, s'étire pour former le talonide. Un fort cingulum souligne la base de la face linguale. Avec l'âge individuel, un court diastème se développe entre P_2 et P_3.

P_3 rappelle beaucoup son homologue supérieure, avec un plateau antérieur à l'emplacement du parastylide. De sa rencontre avec le puissant cingulum lingual, il peut surgir un denticule antéro-lingual. Le talonide bas, arrondi, s'étale largement en arrière de l'éoconide.

P_4 est la plus haute des quatre prémolaires. Plus courte que P_3, elle porte rarement un parastylide, d'où un bord antérieur court, caractère qui paraît s'accroître au cours de l'Oligocène moyen. Cependant quelques individus possèdent une petite cuspide antéro-linguale comparable à celle observée sur P_3. Le talonide en crête s'accole à l'éoconide et atteint la moitié de sa hauteur.

Dans l'ensemble, P_3 et P_4 ont un contour vestibulaire anguleux.

Source : MNHN, Paris

Molaires. — M_1 et M_2 n'offrent aucune particularité remarquable. Comme chez la plupart des espèces longirhynques de l'Oligocène, leur hauteur est nettement inférieure à leur longueur alors qu'à l'Éocène supérieur, les deux dimensions sont proches. Leurs diagrammes de variation (fig. 44) se situent à proximité de ceux de *H. filholi*, un peu plus petit.

M_2 aussi est basse par rapport à sa longueur. Le sommet du paraconide se replie sur la face linguale, en formant un crochet. La plupart des indices (tabl. 8, p. 122) ont des valeurs proches de ceux de *H. leptorhynchus* sauf L_1 (100 LM/LP) nettement plus élevé en raison d'un moindre espacement des prémolaires.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET ÉVOLUTION

C'est à *Hyaenodon exiguus* qu'il convient d'attribuer la plupart du matériel décrit ou signalé sous le nom de *H. vulpinus*.

H. exiguus apparaît pour la première fois dans le Quercy et en Europe occidentale, à la base de l'Oligocène moyen à un niveau correspondant à Montalban. Il est présent dans le gisement de La Plante (Lot), sous la forme de deux prémolaires isolées : une P^2 et une P_4. A Étampes, sur le maxillaire déterminé *H. vulpinus* par L. Ginsburg (1969), la P^4 a encore une allure primitive ; son protocône volumineux est bordé d'un cingulum discontinu, annonçant sa prochaine disparition. A M^1, le parastyle est relativement important. Les quelques dents isolées de Rigal-Jouët (Lot) n'apportent pas d'éléments nouveaux. Des fragments de crâne et de mandibule provenant de Cournon, gisement auvergnat contemporain, ont été mentionnés par Lavocat (1951) qui les écarte en raison de leurs fortes dimensions du petit *Hyaenodon laurillardi* Pomel dont il a signalé la disparition de l'holotype, pour les rapporter à *H. vulpinus*, tout en reconnaissant qu'ils s'accordent assez mal avec cette petite espèce. Bien qu'un doute subsiste sur le lieu d'origine de ces restes (Lavocat les cite comme venant de Cournon mais leur bloc porte gravée la mention Antoingt), il est probable qu'ils doivent être rapportés à *H. exiguus*. Les rangées dentaires inférieures et supérieures évoquent fortement *H. exiguus*. Cependant un cingulum continu borde encore le protocône de P^4 ; le parastyle en crête n'est pas négligeable et s'isole de l'écône par un sillon. A la P_4, il existe également un petit parastylide coupant mais moins bien individualisé.

Il faut atteindre Pech Desse pour que les transformations deviennent sensibles ; elles portent sur l'amincissement et l'allongement général des dents (à l'exclusion de M_1), la réduction du protocône de P^4.

A La Combératière, la présence de *H. exiguus* est attestée par une M_2 gauche de taille intermédiaire entre celles de La Plante et celles de Pech Desse. Ceci serait plutôt en faveur d'un âge stampien moyen traditionnellement admis. Mais Brunet (1975) a remis en cause le niveau de ce gisement à la suite de la découverte de nouveaux éléments dont *Microbunodon minimum*, et le considère comme contemporain de La Milloque. Bien qu'il paraisse peu probable qu'il y ait eu plusieurs horizons fossilifères d'âges différents à La Combératière, rien ne permet d'assurer que *Microbunodon minimum* et *H. exiguus* proviennent du même horizon fossilifère. D'autre part, il ne faut peut-être pas accorder une grande signification biostratigraphique à une molaire inférieure isolée de *Hyaenodon*.

Les derniers jalons sont constitués par un fragment de P^4 provenant de Rickenbach, une M^2 que Helbing (1928) avait déterminée comme M_3 de *H. filholi*, un fragment de mandibule à Chatelperron, une M^1 et la moitié d'une P^2 qu'Helbing avait attribuée à *H. aff. vulpinus*, à Coderet-Branssat (Allier).

Affinités

H. exiguus n'offre pas d'affinités marquées avec les espèces ludiennes précédemment étudiées. Tout porte à croire qu'il n'a pas pu évoluer sur place à partir du rameau de *H. requieni* ou de celui de *H. minor*. Son canal nasopharyngé fermé, sa petite taille, sa fragilité, ses caractères dentaires dont P^1 et P_1 biraciculées l'en écartent fondamentalement.

Source : MNHN, Paris

De même, il paraît très isolé, sans parenté proche avec les autres *Hyaenodon* de l'Oligocène inférieur malgré certaines ressemblances avec *H. filholi*. S'il partage avec ce dernier la régression du protocône de P^4, les P^1 et P_1 biradiculées, l'absence de parastyle aux prémolaires, la fusion complète des cuspides du trigone, il faut y voir probablement la marque d'un égal degré évolutif, plus que celle de l'appartenance à une même lignée. Le court rétrécissement postorbitaire et l'absence de jonction des processus ptérygoïdiens des alisphénoïdes formant une apophyse sagittale ventrale, chez *H. filholi*, fournissent aussi des arguments favorables à la séparation phylétique des deux espèces.

H. exiguus n'ayant probablement pas une origine indigène, des éléments peuvent-ils suggérer une provenance allogène ? Gromova (1952) a signalé, par erreur, sa présence dans la région de Tatal Gol à partir d'une M^1 isolée. En fait, il s'agit d'une M^2 appartenant à une espèce plus petite, différente de *H. exiguus*, *H. filholi*.

Malgré l'absence de jalons connus, *H. exiguus* représente vraisemblablement un nouveau venu dans la faune du Stampien, issu d'une des vagues d'immigrants asiatiques, ayant profité du rétablissement des communications continentales par fermeture du détroit de Turgaï. Il pourrait dériver du rameau de *H. eminus* qui est connu de la base de l'Oligocène inférieur à Erghilyin-Dzo (Mongolie).

HYAENODON FILHOLI Schlosser, 1887

Holotype. — Une mandibule gauche incomplète portant P_3, P_4 et les trois molaires, figurée par Filhol (1876b, pl. 34, fig. 167 et 172). Conservée au M.N.H.N., sous le numéro Qu 8661.

Paratype. — Crâne incomplet, sectionné au ras des P^3 et des cavités glénoïdiennes. Conservé au Musée d'Histoire naturelle de Montauban, sous le n° M68.

Synonymie. — pro parte *Hyaenodon vulpinus* Gervais *in* Filhol, 1876b.
pro parte *Hyaenodon filholi* Schlosser *in* Martin, 1906
non *Hyaenodon filholi* Schlosser *in* Helbing, 1928 frg. 8.
Hyaenodon compressus Filhol *in* Gromova, 1952.

Horizon-repère. — Inconnu.

Répartition stratigraphique. — Cette espèce n'a été signalée nulle part en Europe occidentale en dehors des Phosphorites du Quercy où Schlosser mentionne Lamandine-Haute comme lieu de récolte et Martin cite Caylux, Mouillac, Bach, Promilhanes, ce qui donne une indication Oligocène s.l. Mongolie.

Diagnose. — *Hyaenodon* de petite taille à museau leptorhynque ; canal naso-palatin en partie fermé ventralement, les ptérygoïdes et les palatins étant séparés par une longue fente ; mandibule basse ; série dentaire continue ; P^2 courte ; P^4 au protocône réduit ; angle entre P^3 et P^4 de 160 à 165° environ. P_3 et P_4 très semblables ; molaires à pseudamphicône achevé et sans parastyle ; protocône vestigial sur M^1 seulement ; métastyle de M^1 recouvrant en partie le pseudamphicône de M^2. M_1 et M_2 de dimensions faibles ; talonide de M_2 court par rapport à la longueur de la dent.

Description

Denture

A. — *Denture supérieure*
(pl. XXVII, fig. 1)

La denture supérieure a été décrite et figurée par Martin (1906) à partir d'un museau, conservé au Musée d'Histoire naturelle de Genève, qui malheureusement n'appartient pas à *H. filholi* mais à une autre espèce, décrite ici sous le nom de *H. rossignoli* nov. sp. Nous proposons de lui substituer comme paratype un crâne incomplet (Mo 8), sectionné au ras des P^3 et des cavités glénoïdiennes, associé

Source : MNHN, Paris

aux mandibules, provenant du Musée d'Histoire naturelle de Montauban (pl. XXVIII, fig. 1a et b). Aucun spécimen n'a conservé les incisives, ni la canine, ni la P^1 ; de cette dernière, on peut toutefois dire qu'elle était biradiculée, avec des alvéoles alignés sur ceux des dents jugales voisines.

Prémolaires.

P^2 est une dent courte, à rebord postérieur bref, surmonté d'une minuscule cuspide. Le bourrelet cingulaire est uniquement lingual. En plus petit, elle rappelle son homologue chez *H. minor*.

P^3 est conique, à bord antérieur court, dépourvu de parastyle. Le cingulum lingual bien apparent détermine un faible épaississement coronaire, à la limite du sillon séparant l'éocône du tubercule postérieur globuleux.

P^4. A la différence de P^3, l'éocône est précédé d'un parastyle parfaitement individualisé, souligné par le cingulum sur la face linguale. Le protocône triangulaire est réduit à une crête plaquée contre la base de l'éocône. Le cingulum n'atteint pas le métastyle, comprimé en une lame épaisse à peine plus haute que le parastyle. Les axes antéro-postérieurs de P^3 et P^4 font un angle variant entre 160 et 165°.

Molaires. — Le paracône et le métacône sont complètement fusionnés. Le protocône subsiste sur M^1, sous forme d'une très petite pointe, tandis qu'à M^2, la racine linguale est directement surmontée par l'arête antéro-linguale du pseudamphicône. Le cingulum, discontinu sur la face antérieure de M^1, manque sur M^2. Il n'y a plus de parastyle ; sa disparition n'est pas accompagnée de l'allongement de la base vestibulaire du pseudamphicône observé chez *H. exiguus*. Au contraire, chez *H. filholi*, c'est l'extrémité du métastyle de M^1 qui recouvre le bord antérieur de M^2.

La longueur totale des deux molaires est relativement faible ; elle est voisine de la moitié de celle des prémolaires.

B. — *Denture inférieure*

(pl. XXVII, fig. 2 ; 3a, b et 4 a, b.)

Prémolaires.

P_3 est une dent dissymétrique, car son bord postérieur s'étire et forme un rebord en arrière de l'éoconide. Le cingulum est modeste ; cependant la moitié distale de la dent s'élargit un peu lingualement.

P_3 est la réplique de P_1. Ici, le cingulum est mieux dessiné, la dilatation postéro-linguale moins forte proportionnellement à la longueur de la dent. Le rebord distal porte une minuscule cuspide en bouton.

P_3. L'éoconide est précédé d'une aire parastylaire, semi-circulaire, comme celle de *H. exiguus* ; exceptionnellement, elle s'orne d'un véritable parastylide pointu, individualisé. Le talonide bas a sa forme habituelle arrondie et rebroussée contre la cuspide centrale.

P_4. Le parastylide a un développement très variable. Le plus souvent il est réduit, d'où un bord antérieur tronqué. Quelquefois, comme le type, il forme une courte lame épaisse atteignant la moitié de la taille du talonide, lui-même haut, redressé, plaqué contre l'éoconide.

Molaires.

M_1 et M_2 sont sensiblement de même longueur. Sur M_1, le talonide demeure bien distinct alors qu'il tend à régresser sur M_2 (Qu 8661, Qu 8344. Mo 8).

M_3 n'a pas de vestige de talonide mais le bourrelet cingulaire lingual, très saillant, forme parfois un ressaut à la limite de la face postérieure du protoconide.

Affinités

H. filholi se rapproche surtout de *H. exiguus* par sa morphologie dentaire, ses valeurs indiciaires (tabl. 8), tandis que ses diagrammes de variations le situent près de *H. rossignoli* (fig. G. 37, 38). Mais nous avons vu que l'absence de données stratigraphiques précises ne permet pas de concevoir de façon précise les relations entre ces trois espèces.

Source : MNHN, Paris

En dehors des phosphorites du Quercy, *H. filholi* n'est guère connu. Helbing (1928) a signalé par erreur sa présence à Rickenbach, identifiant comme une troisième molaire inférieure, une deuxième molaire supérieure de *H. exiguus*.

Peut-être *H. filholi* fait-il partie de la faune de Tatal Gol (Oligocène moyen) ? Gromova (1952) a attribué à *H. exiguus* une M^1 qui est en fait une M^2, dont les dimensions concordent plutôt avec celles de *H. filholi*. Elle serait un peu plus primitive, car le paracône et le métacône sont encore distincts. Dans ce cas, *H. filholi* serait originaire d'Asie et aurait émigré en Europe occidentale, au cours de l'Oligocène.

* * *

De l'étude précédente, on peut conclure que les *Hyaenodon* ayant vécu en Europe occidentale du Ludien au Stampien supérieur, ne sont pas les fruits de l'évolution endémique de rameaux qui se seraient différenciés à partir d'une souche unique autochtone, encore indéterminée. Malgré les nombreuses incertitudes biostratigraphiques persistantes qui empêchent de retracer avec précision les liens phylétiques entre les différentes espèces, deux nappes de peuplement peuvent être distinguées :

1) La première nappe, ludienne, est constituée par les espèces apparues antérieurement, caractérisées par leur brévirostrie, leur canal naso-palatin incomplètement fermé, leur dentition robuste et leur pseudamphicône inachevé : *H. minor*, *H. rossignoli*, *H. brachyrhynchus*, *H. requieni* et *H. gervaisi*. Elles évoluent pour leur propre compte ; certaines perdurent jusqu'au Stampien supérieur, d'autres s'éteignent à la fin du Ludien.

2) La base du Stampien est marquée par l'arrivée d'immigrants d'origine asiatique. Ces nouveaux-venus, morphologiquement distincts avec leur longirostrie, leurs diastèmes, leur canal naso-palatin fermé et leur pseudamphicône achevé vont occuper les niches écologiques libérées par la disparition des petites espèces ludiennes : *H. exiguus*, *H. filholi* se substituent à *H. minor* et *H. rossignoli*. Il semble bien que la concurrence spécifique ait joué un rôle important dans l'évolution et l'implantation des espèces stampiennes. En effet, les espèces ludiennes de grande taille n'affrontent pas de rivales ; en revanche, un type moyen apparaît avec *H. dubius* et *H. leptorhynchus*.

Les espèces nord-américaines ont vraisemblablement une origine asiatique commune avec cette seconde nappe et, comme elle, ont immigré cette fois vers l'Est en empruntant l'isthme de Behring. Les espèces européennes ne sont ni la souche des espèces américaines comme l'ont suggéré Scott (1894) et Depéret (1917), ni plus évoluées que celles-ci selon l'interprétation de de Bonis (1964).

La diversification spécifique de *Hyaenodon* dès le niveau d'Euzet-les-Bains, de Fons 4 et du Hordle, l'évolution des premières prémolaires uniradiculées ou biradiculées font remonter l'apparition du genre à une époque bien antérieure aux premiers documents connus actuellement.

GENRE : *PAENOXYAENOIDES* gen. nov.

Espèce type. — *Paenoxyaenoides liguritor* sp. nov.

Derivatio nominis. — Du latin : *Paene* = presque, *Oxyaenoides*, genre créé par Matthes (1967c).

Diagnose. — Hyaenodontiné de taille moyenne. Formule dentaire inférieure, 2I, 1C, 4P, 3M ; série croissante des prémolaires excédant peu celle des molaires ; talonide des prémolaires volumineux et épais ; molaires au paraconide comprimé et au protoconide pyramidal et élancé, subégaux ; talonide présent sur les trois molaires. Alvéole de I_2 derrière celui de I_3.

Répartition stratigraphique. — Celle de l'unique espèce.

Distribution géographique. — Celle de l'unique espèce.

Source : MNHN, Paris

PAENOXYAENOIDES LIGURITOR

Holotype. — Une mandibule gauche avec une série dentaire jugale presque complète (P_3 et P_4 sont cassées), conservée au Laboratoire d'Actuozoologie de l'Université catholique de Louvain, sous la référence PLV. 151 (pl. XXIII, fig. 1a, b).

Derivatio nominis. — *liguritor* = gourmand.

Paratype. — Une mandibule gauche portant les deux dernières prémolaires et les trois molaires, conservée également au Laboratoire d'Actuozoologie sous le numéro PLV. 90 (pl. XXIII, fig. 2a, b).

Niveau repère. — Aucune indication autre que phosphorites du Quercy, n'accompagnait ces pièces trouvées en collection, par conséquent du Ludien supérieur au Stampien moyen.

Diagnose. — Celle du genre.

Description

Mandibule

Les caractères de l'holotype dénotent un animal de taille moyenne au museau peu allongé, à la symphyse obtuse du type de *H. minor* ou *H. brachyrhynchus*.

L'épais dentaire (pl. XXIII, fig. 1a et b) porte peu de traces d'insertions musculaires. La symphyse s'étend jusqu'au bord antérieur de P_3. La fosse pour le muscle masséter est profonde ; elle est séparée par la crête massétérine supérieure, large et haute, d'une dépression parallèle, ovalaire pour le muscle buccinateur, creusée à la base de l'apophyse coronoïde et qui se prolonge sous les molaires. Les deux foramens mentonniers s'ouvrent dans le tiers inférieur sous P_1 et P_3.

Denture

Formule dentaire. — La formule dentaire inférieure 2I, 1C, 4P, 3M, est typiquement celle d'un Hyaenodontiné.

La série des prémolaires croît doucement d'avant en arrière et la longueur de l'ensemble excède de peu celle des molaires. Aucun diastème ne sépare les dents successives. De très petits intervalles séparent P_2 de ses voisines.

Incisives. — Leurs alvéoles, seuls conservés, ont une disposition sur deux rangs, identique à celle de *Hyaenodon*.

Canine. — La canine ne semble pas avoir été puissante mais elle est sectionnée à 1 cm au-dessus du collet. Le peu qui en subsiste ne montre pas de différence importante avec celles de *Hyaenodon*.

Prémolaires (pl. XXIII, fig. 1a, b et 2a, b). — Derrière la canine, vient immédiatement la P_1, biradiculée. Sa couronne basse porte un éoconide conique et crochu ; son bord postérieur s'étire et se dilate lingualement en une sorte de plateau déclive. Il donne à la dent un aspect dissymétrique et un semblant d'implantation oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur de la rangée dentaire. Il n'y a aucune trace de cingulum.

A P_2, l'élargissement postéro-lingual est proportionnellement moins fort qu'à P_1. L'éoconide trapu est précédé, dans l'angle antéro-lingual, d'un minuscule parastylide. En arrière, un épais repli d'émail vestibulo-lingual barre l'extrémité de l'ébauche de talonide.

Cette formation caractéristique est encore plus apparente sur P_3 où le repli d'émail se prolonge sur la face vestibulaire. En outre, elle accompagne une très nette implantation oblique linguo-vesti-

Source : MNHN, Paris

bulaire qui rejette à l'extérieur le talonide et lui fait chevaucher la base de P_4. La moitié postérieure, plus large que l'antérieure, lui confère un contour trapézoïdal. Le parastylide, mieux individualisé que sur P_3, reste encore petit.

Sur P_4, construite à l'image des précédentes, tous les reliefs s'affirment davantage. Il existait, probablement, un parastylide volumineux en avant de l'éoconide robuste. Sur le talonide, l'apparition d'une haute lame tranchante, isolée par un sillon de la cuspide centrale, empêche le repli d'émail de s'étaler sur la face vestibulaire. Il se restreint à la face linguale où il décrit un arc de cercle formant, en contrebas, une deuxième cuspide. Un talonide bicuspidé complexe se substitue à celui ébauché aux prémolaires antérieures.

Molaires (pl. XXIII, fig. 1a, b et 2 a, b). — La série des molaires croît faiblement d'avant en arrière. Toutes trois ont la même constitution ; seules quelques variations et une taille un peu plus forte permettent de réserver l'appellation de carnassière à la troisième et de désigner les deux premières comme carnassières accessoires.

Le métaconide a disparu. Le paraconide écrasé s'étale en une courte lame antéro-postérieure. Il porte sur sa face vestibulaire un cingulum vestigial incliné à 60° sur l'horizontale. Son arête antéro-linguale bute contre le faible épaississement basal du parastylide en voie de disparition. Le protoconide demeure élancé et pyramidal malgré un début de compression vestibulo-linguale qui transforme ses arêtes antérieure et postérieure en fines crêtes aiguës ; à M_3, son sommet est déporté à la fois vers les faces vestibulaire et postérieure. L'inégalité des diamètres antéro-postérieurs du paraconide et du protoconide reste faible bien qu'un peu plus forte sur M_3. Sur la face linguale, le paraconide et le protoconide sont soudés sur environ 1/3 de leur hauteur commune ; au-delà, une vallée les sépare. Son ouverture s'élargit progressivement de M_1 à M_3. Elle accompagne un retrait de la base du protoconide par rapport au paraconide, à M_3. En conséquence, l'obliquité de la face vestibulaire du trigonide est plus forte que celle des deux premières molaires relativement à l'axe antéro-postérieur de la rangée dentaire.

Le talonide n'est pas comprimé. Semi-circulaire sur M_1 et M_2, il porte à sa périphérie trois crénelures dans lesquelles peuvent se reconnaître l'entoconide, l'hypoconulide et l'hypoconide, de hauteur décroissante linguo-vestibulairement. Sa surface n'est point creusée d'une postfosside mais inclinée vers l'extérieur.

Le talonide de M_3 diffère des précédents. Proportionnellement aux dimensions de la dent, il est plus petit. Réduit à un étroit lobe triangulaire, il ne porte plus que deux minuscules cuspides.

Discussion

Si la formule dentaire (2I, 1C, 4P, 3M) fait de *Paenoxyaenoides liguritor* un incontestable Hyaenodontidé, l'absence de métaconide le situe parmi les Hyaenodontinés. Au sein de ceux-ci, deux grandes tendances prédominent : les uns rompent définitivement avec le passé (en l'occurrence, les Proviverrinae) et s'engagent dans une spécialisation sectoriale caractéristique, les autres s'affranchissent lentement, et jamais radicalement, de l'empreinte ancestrale et conservent des caractères primitifs très apparents.

Paenoxyaenoides liguritor a opté pour cette seconde voie, avec son protoconide encore pyramidal dominant le paraconide. En cela, il ressemble à *Pterodon dasyuroides* et à *Schizophagus dilatatus*. Mais ceux-ci n'éclairent pas la phylogénie de *Paenoxyaenoides liguritor* dont la désignation générique a été intentionnellement choisie pour souligner les liens qui l'unissent à un genre de l'Éocène moyen : *Oxyaenoides*, Matthes 1967c. L'espèce-type, *O. bicuspidens* a pour holotype une mandibule droite portant une rangée dentaire complète en arrière de l'alvéole de P_1. Elle provient du Cuisien supérieur du Geiseltal. Ultérieurement ont été décrites deux autres espèces *O. schlosseri* d'Egerkingen et *O. lombarti* du poudingue de Palassou, datées respectivement du Lutétien supérieur et moyen. Nous examinons successivement leurs différences et leurs ressemblances avec *Paenoxyaenoides liguritor*.

Différences. — En premier lieu la différence de taille en valeur absolue ne paraît guère significative. Mais, par rapport au dentaire, les dents de *Paenoxyaenoides* sont plus robustes et l'écart entre prémolaires et molaires, important chez *Oxyaenoides*, se comble en partie, (voir tabl. 10 p. 166).

Source : MNHN, Paris

Aucun diastème ne sépare les prémolaires ; au contraire, elles sont juxtaposées et P_3 recouvre partiellement P_4. Leur cingulum s'atténue, ou même disparaît. Leur moitié postérieure a un diamètre vestibulo-lingual supérieur à celui de leur moitié antérieure. Leur parastyle est moins bien individualisé.

Le trigonide des molaires s'épanouit davantage. Le paraconide poursuit sa rotation linguo-vestibulaire en même temps qu'il s'allonge antéro-postérieurement. Sur M_3, la face vestibulaire du protoconide fait un angle de 66° avec la postérieure, contre 64° chez *O. lombarti* et 42° chez *O. bicuspidens*. En conséquence, la préfosside s'ouvre plus largement et plus bas, le cingulum se redresse.

Le talonide, aux trois cuspides originelles encerclant le bassin central, reste plus primitif que celui en crête de *O. lombarti*.

Tableau 10. — Dimensions comparées de :

Paenoxyaenoides liguritor, *Oxyaenoides lombarti* et *Oxyaenoides bicuspidens* [1]. (en mm)

	P^1 L/l	P^3 L/l	P_3 L/l	P_4 L/l	M_1 L/l	M_2 L/l	M_3 L/l	Hauteur Sous M_1
P. liguritor								
PLV 151	7,65 / 5,30	10,10 / 6,25			11,00 / 6,50	13,70 / 7,50	14,10 / 9,05	26,2
PLV 90			10,60 / 7,15	13,30 / 8,00			14,40	29,1
O. lombarti	7,5 / 3,3	8,7 / 4,2	10,4 / 4,8	14,6 / 7,1	12,3 / 6,1	12,7 / 8,1	13,0 / 8,7	30,9
O. bicuspidens		8 / 4	9 / 4	11 / 5	12 / 5,5	11 / 6,5	11 / 8	28,5

Ressemblances. — La comparaison avec *Oxyaenoides* met en évidence un certain nombre de similitudes qui ont peut-être valeur de synapomorphies.

Peut-être ne faut-il pas accorder une grande signification à l'architecture identique de la fosse et des crêtes massétérines : elle ne fait que refléter une disposition analogue de certains muscles masticateurs, qui s'observe aussi chez de nombreux genres de Fissipèdes non apparentés.

Le véritable fil conducteur se situe au niveau de la morphologie dentaire, dans la formation du talonide des prémolaires par reploiement transversal du cingulum et dans l'évolution du trigonide des molaires. Des détails, à priori peu importants, comme les fines crêtes bordant le protoconide de M_3, le retrait de sa face linguale par rapport au paraconide, la saillie du parastylide, prouvent, semble-t-il, un cheminement à partir d'un même stock ancestral.

Le talonide des molaires d'*O. bicuspidens* est mal connu ; celui de M_3 est réduit à un lobe triangulaire comme chez *Paenoxyaenoides liguritor*. Ceux de M_1 et M_2 paraissent avoir été importants et n'auraient pas été comprimés. Par conséquent, ils s'écarteraient moins de ceux du genre des phosphorites que *O. lombarti*, plus spécialisé. En revanche les molaires de cette espèce ne forment pas une série croissante d'avant en arrière, à la différence de *P. liguritor* et *O. lombarti* (tab. 10).

Tout ce qui rapproche *Paenoxyaenoides liguritor* d'*Oxyaenoides* l'écarte des autres Hyaenodon-

1. Les mesures figurant dans ce tableau sont celles données par Matthes (1967c, 16, p. 452) dans sa publication originale. Mais des résultats un peu différents ont été obtenus à partir du moulage du type : (M_1 = 10,6/5,4 ; M_2 = 12.1/6,5 ; M_3 = 11,6/8,1).

Source : MNHN, Paris

tinae des phosphorites du Quercy, avec lesquels il ne montre aucune relation particulière, au contraire, à leur égard, il fait figure d'attardé. Mais son cachet archaïque lui confère un intérêt exceptionnel car, pour la première fois, une certaine continuité évolutive se profile, en Europe occidentale, entre les Hyaenodontinae de l'Écocène moyen et ceux de l'Écocène supérieur. Même s'il se tient en marge du courant qui portera au-delà, jusque dans le Néogène, les représentants de la sous-famille, il joue le rôle de passerelle entre deux périodes de leur histoire paléarctique.

GENRE : *CONSOBRINUS* gen. nov.

Espèce-type. — *Consobrinus quercyi* sp. nov.

Diagnose. — Hyaenodontiné à formule dentaire supérieure euthérienne. P^3 et P^4 pourvues d'un protocône. M^1 et M^2 au pseudamphicône achevé et au protocône régressé. M^3 vestigiale. Canal nasopalatin ouvert et court.

Répartition stratigraphique. — Celle de l'espèce.

Distribution géographique. — Celle de l'espèce.

CONSOBRINUS QUERCY gen. et sp. nov.

Holotype. — Un crâne fortement comprimé, conservé au M.N.H.N., à Paris sous le numéro Qu 8652.

Derivatio nominis. — Du latin *consobrinus* = cousin germain et Quercy, région d'origine.

Niveau repère. — Aucune indication, autre que phosphorites du Quercy, n'accompagnait cette pièce trouvée en collection, par conséquent, entre Ludien supérieur et Stampien moyen.

Diagnose. — Celle du genre.

Description

Crâne

Le crâne ayant été écrasé latéralement, son étude ne fournit que des observations fragmentaires. Par sa taille et ses proportions, il ressemble beaucoup à celui de *Pterodon dasyuroides* (pl. XXVIII, fig. 1 et 2, pl. XXIX, fig. 1).

Face dorsale. — Il n'y a pas d'apophyse postorbitaire, la crête supraorbitaire est remplacée par un bourrelet qui s'estompe rapidement au-dessus de l'orbite.

Au-dessus des pariétaux, fortement inclinés, s'élève la crête sagittale haute et fine. Elle semble s'individualiser en arrière du rétrécissement postorbitaire et rejoint la crête supraoccipitale qui se prolonge par les crêtes temporale et mastoïdienne selon la disposition décrite chez *Hyaenodon.*

Face palatine. — La voûte palatine est plus courte que celle de *Hyaenodon* et de *Pterodon.* Ici, les choanes internes débouchent au niveau de la dernière molaire et un épais torus borde leur ouverture. Le canal nasopalatin, encadré par les deux hautes crêtes ptérygoïdiennes parallèles, se prolonge en arrière jusqu'au niveau du foramen ovale et des cavités glénoïdiennes.

Par rapport à la longueur totale du crâne, la région otico-occipitale est brève, comme d'ordinaire

Source : MNHN, Paris

chez les Hyaenodontidae (pl. XXIX, fig. 2). Sa construction rappelle à la fois *Hyaenodon* et *Pterodon* ; elle s'inspire du premier, dans la disposition du foramen ovale, séparé par le tubercule entoglénoïdien de la scissure de Glaser, dans l'apophyse postglénoïdienne plus étroite que la cavité d'articulation de la mandibule, dans la présence du foramen postéglénoïdien. Mais en arrière du méat auditif externe, circonscrit par le squamosal en auvent, se retrouve plutôt une organisation de type *Pterodon*. L'apophyse mastoïdienne est peu apparente alors que la paroccipitale se déploie en éventail et forme un large rebord derrière la fosse otique. Dans cette dernière, le promontoire est broyé et n'apporte pas de renseignements sûrs concernant la circulation carotidienne. Il est peu incliné et forme une saillie abritant la fenêtre ronde. L'entocarotide empruntait une échancrure du basioccipital, au niveau de l'angle postéro-médial du rocher, en avant du foramen déchiré postérieur. A bonne distance en arrière, s'ouvre la dépression condylienne percée de deux orifices, l'un antérieur, l'autre postérieur. Il est probable, que, comme chez *Hyaenodon*, des vaisseaux sanguins accompagnaient le nerf XII dans sa traversée de l'exoccipital.

Face occipitale. — Le crâne a été sectionné au ras des dépressions condyliennes. Ce qui subsiste de la face occipitale incite à penser qu'elle était très large pour sa hauteur, comme celle de *Hyaenodon*. La racine jugale des arcades zygomatiques est totalement rejetée à l'extérieur de la paroi temporale.

L'architecture crânienne de *Consobrinus quercyi* s'apparente, donc, dans ses grandes lignes, à celle de *Hyaenodon* et *Pterodon*, c'est-à-dire qu'elle demeure très primitive.

Denture

Formule dentaire. — La formule dentaire comprend 3I/, 1C/, 4P/, 3M/. Elle est donc conservatrice.

Incisives. — D'après les alvéoles des incisives qui sont seuls conservés, la troisième était le double de la deuxième.

Canine. — La canine est de taille plutôt médiocre.

Prémolaires. — La série régulièrement croissante des prémolaires n'est pas étroitement serrée ; au contraire de petits espaces isolent la deuxième de ses voisines. Les dents sont de taille plutôt petites par rapport à la longueur du crâne.

P^1 et P^2 sont unicuspidées, coniques. Un large bourrelet cingulaire souligne les faces linguale et postérieure où il s'élargit en un rebord saillant. Bien que P^3 ait conservé une racine linguale, il est difficile d'identifier un protocône dans la proéminence bordée par le cingulum qui s'étale en contrebas et en regard de l'éocône. Sa présence donne à la couronne un contour triangulaire.

Le cingulum se renforce et passe sur la face vestibulaire, en dessinant une plate-forme irrégulière, semi-circulaire, derrière l'éocône.

A la différence de P^3, sur P^4 le protocône demeure individualisé sous la forme d'une pyramide reliée par une crête transversale à la base de l'éocône. Celui-ci est précédé d'un parastyle arrondi qu'entoure le cingulum. En arrière, une courte lame épaisse tient lieu de métastyle.

Molaires. — Aucune molaire n'est conservée intégralement. Si les deux premières suggèrent un rapprochement avec celles de *Hyaenodon*, la dernière est plus réduite que son homologue chez *P. dasyuroides*.

Le paracône et le métacône de M^1 étaient accolés mais vraisemblablement distincts ; sur la face vestibulaire, un sillon marque leur séparation un peu au-dessus de la base de la couronne. Dans l'angle antéro-vestibulaire, un ressaut d'émail indique l'emplacement du parastyle. Le protocône étroit, triangulaire, se trouve fortement déporté vers la face antérieure ; le cingulum le relie à la base du paracône et du métacône. Toute trace de conule a disparu. La lame métastylaire aussi longue que le trigonide forme un angle de 165° avec la direction du paracône et du métacône.

M^2 est plus évoluée que M^1. Il n'y a plus de distinction entre paracône et métacône, dont la fusion est totale. Du sommet du pseudamphicône s'individualise une fine crête antéro-vestibulaire qui rejoint le parastyle plus apparent que sur M^1. Le protocône est aussi réduit que chez certaines espèces de

Source : MNHN, Paris

Hyaenodon évoluées. Il dresse sa pointe vestigiale à la base du pseudamphicône malgré la présence du bras postérieur du cingulum. Le métastyle ne devait pas être très long.

M^3 est une dent étirée vestibulo-lingualement. En voie de disparition, elle se réduit à une lame crénelée dans laquelle il n'est pas possible de distinguer les cuspides fondamentales.

Tableau 11. — Diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual des prémolaires et des molaires de *Consobrinus quercyi*.

P^1	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
7,7/5,6	10,2/6,8	10,3/8	13/11	14,3/10,1	/10,7	3,9/9,8

Discussion

De l'étude du crâne et de la denture, il ne faut pas conclure que *Consobrinus quercyi* constitue une transition morphologique entre *Pterodon dasyuroides* et *Hyaenodon*. Les caractères communs à ces trois genres, à l'exclusion de la régression du protocône et de la fusion du paracône et du métacône, sont des caractères plésiomorphes, sans pour autant traduire l'existence de liens phylétiques proches. La comparaison avec les autres Hyaenodontinae des phosphorites du Quercy décrits jusqu'à maintenant, démontre cependant que *Consobrinus quercyi* est plus primitif que les deux autres genres.

Il rejoint les Proviverrinae de l'Éocène moyen, par sa formule dentaire complète, par l'architecture de sa base crânienne et son canal naso-pharyngien ouvert. *Prodissopsalis theriodis* du Geiseltal possède déjà une P^3 et une P^4 construites comme celles de *Consobrinus quercyi*. Mais l'évolution des molaires sépare ces deux genres et engage indiscutablement celui du Quercy, plus progressif, dans la voie des Hyaenodontinae, par la morphologie sectoriale de M^2 qui lui fait atteindre, par convergence, le stade de *Hyaenodon*.

Consobrinus quercyi appartient donc à un rameau évolutif différent de ceux de *Paroxyaena*, *Pterodon*, *Hyaenodon* et *Apterodon* auquels il est prématuré de vouloir assigner actuellement une origine précise. Trop de lacunes persistent dans la documentation paléontologique. Un biatus considérable sépare encore les rares Hyaenodontidae du Lutétien de ceux du Bartonien et du Ludien. La discontinuité apparente est-elle réelle ou révèle-t-elle l'ignorance du paléontologue ? Une continuité évolutive n'est-elle pas à découvrir sous le prétendu renouvellement faunique entre ces deux périodes ?

Nul ne peut assurer que *Consobrinus quercyi* fut à l'origine d'autres Hyaenodontinae. Cependant, certains de ses caractères, en particulier au niveau des molaires, semblent avoir persisté jusque dans le Miocène inférieur de l'Est africain, chez *Metapterodon kaiseri*. Évidemment, il n'est pas question de les relier directement l'un à l'autre. Mais si des tendances évolutives de la forme africaine se décèlent dès le Paléogène en Europe, c'est là qu'il conviendrait peut-être de chercher son origine et non sur le continent africain où elle serait venue ultérieurement par migration.

GENRE : *APTERODON* Fischer, 1880

Espèce-type : *Apterodon gaudryi* Fischer, 1880a et b.

Synonymie. — *Dasyurodon* Andreae 1887.

Diagnose. — Hyaenodontidé à formule dentaire euthérienne complète ; prémolaires épaisses, au talonide important ; molaires de type prémolariforme, par régression du paraconide, disparition du métaconide et réduction du talonide.

Source : MNHN, Paris

Répartition stratigraphique. — Oligocène inférieur.

Distribution géographique. — Afrique (Égypte), Europe (Allemagne, France).

Autres espèces. — *Apterodon macrognathus* Andrews, 1906
Apterodon altidens Schlosser, 1910.
Apterodon minutus Schlosser, 1910.

APTERODON GAUDRYI Fischer, 1880

Holotype. — Mandibule gauche, incomplète, portant P_4, M_1, M_2, M_3, conservée au M.N.H.N.

Synonymie. — *Dasyurodon flonheimensis* Andreae, 1887.

Horizon repère. — Inconnu : Phosphorites du Quercy s.l.

Répartition stratigraphique. — Sables marins du Bassin de Mayence (Oligocène inférieur).

Diagnose. — *Apterodon* de taille moyenne ; cuspide principale des prémolaires en crochet épais, suivie d'un talonide à deux denticules cingulaires, juxtaposés ; molaires au paraconide fortement réduit et au talonide comprimé en une forte crête.

Remarque. — Depuis la publication (Lange 1967) que nous avons consacrée à *Apterodon gaudryi*, aucun matériel complémentaire n'a été découvert. A l'époque, nous nous étions prononcée, à partir des documents iconographiques, en faveur de l'identité générique d'*Apterodon* et *Dasyurodon*. Nous disposons maintenant d'arguments bien fondés pour étayer notre opinion, grâce à la découverte dans les collections du British Museum (Natural History) de dents ayant appartenu à *Apterodon* et provenant de Flonheim comme l'holotype de *Dasyurodon flonheimensis*. Il s'agit d'une P^4, d'une M^1 et d'une P^3 isolée. Toutes trois rappellent beaucoup leurs homologues des espèces d'*Apterodon* décrites au Fayoum mais elles sont de plus petite taille.

Description

Nous rappelons simplement que les molaires d'*A. gaudryi* se différencient de celles des Hyaenodontinae qui viennent d'être décrits par la forte régression du paraconide et l'absence de postfosside sur le talonide étroit Cette morphologie simplifiée fait ressembler par convergence ces molaires à celles des Mesonychidae, rapprochement dont Van Valen (1966) tenta de tirer des conclusions phylétiques. Szalay (1967) propose de placer *Apterodon* dans une tribu séparée dérivée des Proviverrinae : Apterodontini, taxon qui nous semble superflu et prématuré en l'absence des relations phylétiques précises d'*Apterodon* avec les autres Hyaenodontidae.

Affinités

La présence d'*Apterodon* dans les Sables de Flonheim, datés du Stampien inférieur, invite à considérer ce genre comme étant probablement d'origine asiatique, venu en Europe occidentale en compagnie de *Hyaenodon dubius*, *H. exiguus*... Rien dans les formes autochtones européennes de l'Éocène moyen et supérieur n'indique la possibilité d'une évolution endémique.

Source : MNHN, Paris

Troisième partie

Sous-famille Limnocyoninae Wortman, 1902

INTRODUCTION

Actuellement, les Limnocyoninés sont considérés comme un rameau s'étant détaché des Proviverrinés dès l'Éocène inférieur (Graybullien), en Amérique du Nord. La position des carnassières en M1/M2, identique à celle des Oxyaenidés, a induit en erreur les anciens auteurs sur les relations entre cette sous-famille et les autres Créodontes. On doit à Denison (1938) d'avoir mis en évidence les liens unissant les Limnocyoninés aux Hyaenodontidés, à partir d'une comparaison de leurs caractères point par point.

GENRE : *THEREUTHERIUM* Filhol, 1876

Espèce type. — *Thereutherium thylacodes* Filhol, 1876.

Diagnose. — Limnocyonine de la taille d'un Putois ; P1/P1 uniradiculées ; P^4 molariforme, avec un métastyle allongé et un protocône ; M^1 au pseudamphicône presque achevé, le paracône incorporant le métacône ; M^2 transversale, très réduite ; molaires inférieures au protoconide aussi haut que la longueur du trigonide et au métaconide vestigial ou absent ; talonide court aux cuspides comprimées et fusionnées en une crête antéropostérieure.

Répartition stratigraphique. — Celle de l'unique espèce.

Distribution géographique. — Celle de l'unique espèce.

THEREUTHERIUM THYLACODES Filhol, 1876

Holotype. — Région antérieure d'un crâne avec la mandibule en connexion, *in* Filhol 1876c, p. 288-289.

Il est probable que la pièce Qu 8588 du M.N.H.N., portant la mention « type », est effectivement celui de Filhol, bien que la mandibule n'y soit plus associée. C'est en tout cas le spécimen qu'a choisi cet auteur pour le figurer (1877, fig. 189-196).

Horizon repère. — Inconnu. Filhol indique seulement que l'holotype provient des environs de Saint-Antonin (Tarn-et-Garonne).

Distribution stratigraphique. — Itardien (niveau de Montalban), Stampien moyen.

Répartition géographique. — *Thereutherium thylacodes* est inconnu en dehors des phosphorites du Quercy.

Diagnose. — Celle du genre monospécifique.

Source : MNHN, Paris

Description

Crâne

L'anatomie crânienne de *Theureutherium thylacodes* est assez bien connue, depuis l'étude qu'en a donnée Piveteau (1935). Russell et Mc Kenna (1961) ont précisé la région orbitaire et Van Valen (1966) a apporté des compléments pour la région otique.

La forme et les proportions du crâne diffèrent fortement de celles des genres de Hyaenodontidae étudiés jusqu'ici. La face est courte par rapport à la portion cérébrale. Les deux régions, antérieure et postérieure, s'étrécissent faiblement au niveau de la constriction postorbitaire. Comme l'a très justement observé Piveteau, la convergence avec le crâne du Putois est frappante.

Face dorsale. — La voûte crânienne est arrondie et surbaissée ; elle n'est pas surmontée d'une crête sagittale élevée (pl. XXX, fig. 1a). Un simple épaississement marque l'affrontement des pariétaux et des frontaux, dans le plan médian comme chez *Thinocyon* du Bridger Basin.

Face occipitale. — La crête supraoccipitale, constituée seulement par le supraoccipital qui passe en avant sur la face dorsale, est mieux individualisée que la crête sagittale ; elle reste cependant faible et ne forme pas une lame inclinée en arrière, comme chez *Cynohyaenodon*, *Hyaenodon* et *Pterodon*.

Dans l'ensemble, la face occipitale est convexe. De part et d'autre du foramen magnum, à la limite de la *pars occipitalis* du périotique et de l'exoccipital, est creusée une étroite fossette au fond de laquelle s'ouvre le foramen mastoïdien dédoublé.

Face latérale. — Sur la face latérale, la *pars temporalis* du périotique borde d'un fin liseré l'échancrure séparant l'apophyse paroccipitale de l'apophyse mastoïde accolée à l'apophyse post-tympanique du squamosal. L'apophyse paroccipitale, en forme de spatule, est orientée antéro-postérieurement et son extrémité distale ne devait pas dépasser le plan des condyles occipitaux (pl. XXX, fig. 1b). L'apophyse mastoïde, mince et arrondie, prend une direction à la fois postéro-antérieure et dorso-ventrale ; elle est, proportionnellement, plus développée que chez *Hyaenodon* et *Pterodon*. Les arcades zygomatiques, probablement très écartées du crâne, avaient leur racine squamosale surmontée par l'écaille squamosale et le pariétal fortement convexes. Cette disposition sous la paroi du crâne est différente de celle déportée latéralement de *Hyaenodon* et de *Pterodon*.

La *pars facialis* du jugal se replie sous l'orbite et forme une courte crête abritant, à l'emplacement de la suture maxillo-jugale, une gouttière que suivaient des vaisseaux sanguins se rendant à la face.

La préparation du matériel a permis d'observer la disposition des foramens de la fosse orbito-temporale que Piveteau n'avait pu distinguer. Le canal de l'alisphénoïde, présent comme chez les autres Limnocyoninae, débute loin en avant du foramen ovale ; il débouche antérieurement, sous la fente sphénoïdale que précède le trou optique, isolé et nettement plus dorsal.

L'orbite, dépourvue d'apophyses postorbitaires, communique largement avec la fosse temporale. Le mur médial est constitué essentiellement par le frontal qui, descendant à la rencontre du maxillaire, élimine tout contact lacrymal-palatin. Le lacrymal est très petit : la *pars orbitalis* est perforée d'un gros foramen lacrymal intraorbitaire alors que la *pars facialis*, minuscule, atteint dorsalement la suture fronto-maxillaire. La présence d'un tubercule lacrymal, mentionnée par Piveteau, n'est pas certaine. Entre le frontal, le palatin et le maxillaire, s'ouvre l'entrée commune du canal infraorbitaire et du trou sphéno-palatin, percé dans le mur médial tandis qu'à quelque distance en arrière, est situé le pertuis du canal postpalatin.

Le canal infraorbitaire traverse le maxillaire sur une courte longueur, au-dessus de P^3 et P^4 et il débouche sur la face par une haute et large fente.

Les maxillaires sont élevés ; ils passent sur la face dorsale et acquièrent un long contact avec le frontal.

Les prémaxillaires, brefs et étroits, encadrent l'ouverture nasale, cordiforme et verticale. La suture prémaxillo-maxillaire occupe le fond de la large gouttière où prenait place l'extrémité de la canine inférieure.

Source : MNHN, Paris

Face palatine (pl. XXX, fig. 1b). — Le palais a une extension habituelle puisque les choanes internes s'ouvrent au niveau des incisures postpalatines. Trois paires de foramens palatins s'échelonnent, depuis la suture maxillo-palatine vers l'arrière. Il n'y a pas de torus palatin mais un très gros tubercule suivi d'une épine palatine sagittale. L'extrémité du conduit naso-palatin s'abaisse rapidement pour rejoindre le mur médial du foramen ovale ouvert au niveau de la cavité glénoïdienne.

Piveteau (1935) a signalé l'absence de bulle tympanique conservée et la forte saillie du rocher en dehors de la fosse otique. Une carène marquant le passage de la face médiale à l'antéro-latérale et soulignée d'une dépression suggère la possibilité d'un appui pour l'ectotympanique. La fenêtre ronde, dont le bord supérieur est en partie masqué par une petite apophyse, s'ouvre au fond d'une dépression, dans l'angle postéro-latéral du rocher. Au-dessus de la fenêtre ronde, un minuscule canal que Van Valen suppose avoir été emprunté soit par le nerf auriculaire, soit par le nerf tympanique, traverse le pétreux entre le trou déchiré postérieur et la *fossa muscularis major*. En arrière de la *fossa muscularis major*, l'apophyse mastoïdienne s'étale en un large rebord, excluant toute participation de l'exoccipital.

La fenêtre ovale est surmontée par la sortie de l'aqueduc de Fallope dont le bord latéral se prolonge par une crête allongée en direction du foramen stylomastoïdien, séparant le récessus épitympanique de la fosse mésotympanique. Le foramen stylomastoïdien primitif aurait été limité, en avant par une apophyse issue du processus post-tympanique du squamosal, qui servait d'insertion à l'appareil hyoïde, et en arrière par un court éperon de l'apophyse mastoïde qui fermait partiellement la *fossa muscularis major*. Au-delà du foramen stylomastoïdien primitif, le nerf facial devait passer dans la large gouttière creusée sur l'apophyse post-tympanique.

Une forte dénivellation sépare le foramen postglénoïdien, de petit calibre, de la fosse otique.

Les principaux vaisseaux sanguins parcourant la surface du rocher et des os avoisinants ont imprimé des sillons larges et profonds dont Piveteau (1935) et Van Valen (1966) ont donné des interprétations complémentaires. L'entocarotide devait être bifurquée en un rameau médial et un rameau latéral. La branche médiale était logée dans une large gouttière, le long du rocher, du trou déchiré postérieur au trou déchiré antérieur. Il n'est pas possible d'assurer, comme le fait Van Valen, que le basioccipital porte également un sillon le long de la fosse otique. Le foramen carotidien, décrit par Piveteau à mi-longueur du pétreux, n'est pas certain. Sur Qu 8590, où le rocher gauche a conservé intactes ses connexions anatomiques, il existe un minuscule orifice dans la suture basioccipito-pétreuse, dont l'origine est peut-être accidentelle ; cette ouverture est séparée du trou déchiré postérieur par le bord incurvé du basioccipital, qui va à la rencontre d'un éperon du rocher. L'artère carotide médiale peut avoir été située à découvert dans la moitié inférieure de la gouttière du rocher tandis que le sinus pétreux inférieur occupait la moitié supérieure. Nous ne partageons pas l'opinion de Van Valen à propos d'une éventuelle incompatibilité entre le passage du sinus pétreux inférieur, dans la gouttière logeant la carotide médiale, et son débouché, dans le bord antérieur du trou déchiré postérieur (1966, p. 75). Au contraire, il semble que le diamètre des sillons est favorable à l'interprétation des trajets adjacents des vaisseaux. Le rameau médial de la carotide interne devait être réduit, l'irrigation sanguine de la face étant assurée par le rameau latéral, dont le passage s'est profondément gravé à la surface du rocher. Cette branche de l'entocarotide suivait un large sillon qui débute dans l'angle postéro-médial du pétreux, à l'extrémité de la carène ; peu après, il se ramifie en une importante branche antéro-médiale qui s'incurve pour rejoindre le trou déchiré antérieur et une branche postéro-latérale, modeste, qui décrit un arc de cercle, en avant de la fenêtre ronde, pour se terminer au-dessus de la fenêtre ovale. Ces deux sillons renfermaient respectivement l'artère du promontoire et l'artère stapédienne, comme l'a établi Piveteau. Il n'y a aucune preuve de la persistance des ramifications de l'artère stapédienne. Le rameau inférieur peut avoir longé la scissure de Glaser comme le pense Van Valen, tandis que le rameau supérieur aurait gagné la face endocrânienne, à la faveur d'une déhiscence du pétreux, au contact de la suture squamoso-alisphénoïdale.

Le petit calibre du foramen postglénoïdien suggère qu'à l'inverse de la circulation artérielle, le rameau veineux latéral était peu développé. Une compensation devait s'établir entre la veine temporale, réduite, et le sinus pétreux inférieur, volumineux, qui effectuait le principal drainage sanguin.

Les rapports que contractent les extrémités de la gouttière médiale du pétreux avec les os avoisinants apportent des arguments en faveur de la similitude des trajets otiques de l'entocarotide médiale

Source : MNHN, Paris

et du sinus pétreux inférieur. Ainsi, l'aqueduc cochléaire débouche dans le mur latéral du foramen jugulaire, au fond du sillon prolongeant la gouttière du promontoire, en direction du sinus sigmoïde. Or, l'orifice pour le conduit périlymphatique livre aussi passage à la veine cochléaire qui va se jeter dans le sinus pétreux inférieur.

La veine jugulaire interne devait être très volumineuse ; elle formait un golfe qui a creusé, sur la face postérieure du rocher, une dépression circulaire avec un exutoire en direction de la fenêtre ronde. Van Valen hésite à mettre ce sillon en rapport avec le passage du nerf auriculaire qui, vraisemblablement, était logé dans le minuscule canal surmontant la fenêtre ronde. Il n'a pas envisagé le passage éventuel de vaisseaux sanguins, en particulier de la branche postérieure de l'artère du promontoire. S'il en était ainsi, *Thereutherium* aurait conservé une circulation artérielle primitive.

Enfin, à l'apex du promontoire, la gouttière médiale tend à se bifurquer. Le sillon inférieur se dirige ventralement vers celui de l'artère du promontoire, tandis que le supérieur s'incurve dorsalement. L'entocarotide et l'artère du promontoire devaient se rejoindre peu avant de franchir le trou déchiré antérieur, pour former un vaisseau dont l'empreinte tronque l'extrémité endocrânienne du rocher. Pour terminer, rappelons, en avant du trou déchiré antérieur, les empreintes de l'artère et du nerf vidiens sur le basisphénoïde, médialement à la crête ptérygoïde et signalé par Van Valen.

Face endocrânienne. — Piveteau a déjà donné quelques indications générales sur le moulage endocrânien, déduites de l'examen de certains os de la cavité cérébrale. L'état des pièces permet seulement de formuler des présomptions sur les proportions et le développement des différentes parties de l'encéphale mais il n'apporte aucune information sur la fissuration néopalléale. Cependant, deux os (basisphénoïde et périotique) permettent une étude un peu plus approfondie. La face endocrânienne du basisphénoïde est déprimée en son centre par la fossette hypophysaire, circulaire, limitée en arrière par la fine lame du *dorsum sellae* et latéralement par trois paires de sillons concentriques. L'empreinte interne, reliée à sa symétrique par une commissure, devait renfermer l'entocarotide qui se ramifiait pour former le polygone de Willis ; l'intermédiaire correspondrait au sinus caverneux et l'externe aurait logé les nerfs se rendant à la fente sphénoïdale. Les rameaux V_2 et V_3 du trijumeau occupaient une position plus latérale.

La fosse hypophysaire est précédée d'un sillon large et court pour le chiasma optique, que prolongeaient deux gouttières étroites et parallèles : les nerfs optiques avaient un long trajet intracrânien indépendant.

La surface endocrânienne du rocher (pl. XXX, fig. 3) se présente comme un dièdre dont l'orientation et la morphologie sont plus conformes à celles des Fissipèdes que des Hyaenodontinae. La face rostrale, lisse, est percée de l'orifice pour les nerfs pétreux, entre l'apex antéro-ventral et la crête pétreuse qui la sépare de la face postéro-médiale. L'espace ménagé entre l'extrémité de la crête et le bord de la gouttière médiale est faiblement concave et pourrait avoir supporté le trijumeau. La majeure partie de la face cérébelleuse est occupée par deux énormes cavités superposées. Dans la *fossa subarcuata*, en position supérieure, cylindrique et aveugle, prenait place le flocculus. Le plan de l'orifice inférieur, méat auditif interne, est orienté à 90° du précédent. Deux crêtes le recoupent, l'une, horizontale, isole l'entrée du *canalis facialis*, l'autre, verticale, limite les fossettes sacculaire et utriculaire. En arrière de la *fossa subarcuata* et au-dessus du *foramen jugulare*, un repli osseux abrite la fossette unguéale et le débouché de l'aqueduc du vestibule. Antéro-médialement, près du bord inférieur du méat auditif interne, la crête surplombant la fossette pyramidale se dirige vers la suture pétro-exoccipitale.

Le tracé des sinus veineux drainant la région postérieure du crâne et de l'encéphale est profondément imprimé sur la surface osseuse. Le sinus pétreux supérieur suivait la crête pétreuse et le bord dorsal de la *fossa subarcuata*, puis il s'engageait dans un sillon du rocher, jusqu'à sa confluence avec la veine du vestibule et la veine émissaire occipitale qui aurait tracé un sillon sur l'emplacement de la suture pétro-squamosale. Il est probable qu'il existait un sinus sigmoïde situé à découvert, entre rocher et exoccipital, dans le prolongement de la veine émissaire occipitale. A mi-longueur, se détachait une anastomose vers la veine condylienne parcourant la face endocrânienne de l'apophyse paroccipitale. Le sinus sigmoïde prenait fin au *foramen jugulare*, en s'abouchant avec le sinus pétreux inférieur pour former la jugulaire interne.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne l'irrigation de la région otique, *Thereutherium thylacodes* a conservé la disposition primitive. C'est pourquoi il paraît plus proche des Fissipèdes que des Hyaenodontinae spécialisés sous ce rapport.

Par ailleurs, l'architecture crânienne, comparable en tout point à celle d'un autre Limnocyoninae, *Thinocyon velox* du Bridger Basin, est restée à un stade déjà atteint à l'Éocène moyen.

La persistance de caractères primitifs, au niveau de l'ostéologie crânienne, des circulations artérielle et veineuse de la région otique, justifie le maintien de ces genres dans une unité taxinomique séparée, distincte des Hyaenodontinae.

Mandibule

Piveteau a donné de la mandibule de *T. thylacodes* une description précise dont nous rappelons les principaux caractères. L'apophyse coronoïde, large et haute, domine la branche horizontale grêle. La fosse massétérine, où s'insérait le muscle temporal, occupe presque toute la surface de la branche verticale (pl. XXX, fig. 2a). La crête massétérine supérieure, épaisse, rejoint le bord antérieur de l'apophyse coronoïde aux 2/3 de sa hauteur. Il n'y a pas de crête massétérine inférieure. D'après Piveteau, le condyle cylindrique se situe en dessous du niveau de la rangée dentaire. En fait, fusiforme, il est placé à la même hauteur que les alvéoles dentaires.

Les deux trous mentonniers s'ouvrent sous la première et la troisième prémolaires ; sur la face interne, le canal dentaire débute en avant du condyle.

La région angulaire, crochue, porte une crête où devait venir s'insérer le muscle ptérygoïdien médial. En avant, le bord inférieur de la mandibule s'élargit en une large surface pour l'attache du muscle digastrique, comme chez le Putois actuel. Les surfaces d'insertions des muscles temporal, mylo-hyoïdien et génio-hyoïdien rappellent aussi celles observées chez *Mustela*. En conséquence, Piveteau avait déduit que les mouvements masticateurs de *T. thylacodes* devaient s'effectuer de la même façon que chez les Mustelidae.

Denture

Formule dentaire. — La dentition définitive comprend : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/2M. Il y a donc eu perte d'un couple de molaires par rapport aux formes ancestrales proviverrinées.

A. — *Denture supérieure*

L'arcade dentaire supérieure a une forme parabolique, les deux rangées s'écartant régulièrement du plan sagittal, d'avant en arrière (pl. XXX, fig. 1b).

Incisives. — Sur Qu 8591, l'incisive médiale et la latérale sont conservées ; l'intermédiaire est représentée par sa section, plus forte que celle de ses voisines. *Limnocyon verus* du Bridger Basin et *Oxyaenodon dyslerus* du Uinta Basin ont une disposition identique. Bien que les incisives de *Thinocyon*, autre Limnocyonïné du Bridger Basin, ne soient pas connues, il est probable que la réduction de I^1 et de I^3 sont caractéristiques de la sous-famille. Morphologiquement, les incisives de *T. thylacodes* sont étroites et pointues, la troisième est même caniniforme.

Canine. — La canine, à section ovalaire, aplatie vestibulo-lingualement, porte sur la face médiale un fort bourrelet cingulaire, prolongé par un épaississement triangulaire jusqu'à mi-hauteur de la couronne.

Prémolaires. — La structure des prémolaires se complique de la première à la quatrième.

P^1, aussi large que longue, ressemble à un pivot.

P^2 comprend un éocône, aux bords antérieur et postérieur égaux. Cette cuspide est entourée d'un large et épais cingulum qui forme un ressaut anguleux aux deux extrémités de la couronne.

P^3, construite comme P^2, a des reliefs accessoires mieux individualisés. Un vrai parastyle précède l'éocône et le cingulum est surmonté d'une crête.

P^4 offre une étroite convergence avec la carnassière supérieure d'un Fissipède primitif, *Amphi-*

Source : MNHN, Paris

cynodon. Le protocône s'est différencié en face de l'éocône devant lequel se dresse le parastyle arrondi. Sur la moitié postérieure de la dent, s'étire une crête, plus courte et moins inclinée linguo-vestibulairement que celle d'*Amphicynodon*. Le bourrelet cingulaire, très saillant, entoure toute lacouronne ; il forme un large rebord postéro-vestibulaire à l'extrémité duquel il se relève pour cerner le métastyle.

Molaires. — Les deux molaires sont de taille et de morphologie différentes.

M^1 est la dent spécialisée en carnassière dont deux stades évolutifs s'observent sur Qu 8588 et Qu 8590. A la molaire la plus primitive, les extrémités du paracône et du métacône sont distinctes ; le paracône, un peu plus volumineux et plus haut que le métacône, incorpore celui-ci. Sur la molaire la plus évoluée, les deux cuspides sont entièrement fusionnées en un pseudamphicône aux bords antérieur et postérieur effilés. Il n'y a pas de parastyle. Le bourrelet cingulaire large sur les faces antérieure et vestibulaire, comme sur les prémolaires, disparaît sur la face linguale. Le protocône, triangulaire et étroit, dépasse le bord antérieur du pseudamphicône dont la face linguale est reliée aux extrémités de la préprotocrista et de la postprotocrista, par l'intermédiaire des bras postparaconule et prémétaconule, seuls vestiges des conules originels.

Le métastyle a la forme en lame tranchante habituelle des Hyaenodontidae ; isolé par un large et bref sillon à l'arrière de la dent, il forme un angle de 130 à 135° avec la direction antéro-postérieure du pseudamphicône.

M^2, dent courte et plus étroite que M^1, est fortement réduite par rapport à celle-ci (1,42 × 2,9 et 3,83 × 3,35). Le bourrelet cingulaire est toujours important. Il entoure le pseudamphicône trapu et le protocône régressé. Une petite crête aiguë, dans l'angle antéro-vestibulaire, représente le parastyle.

B. — *Denture inférieure*

(Pl. XXX, fig. 2a et b)

Incisives. — Les incisives inférieures, piquantes, ont la disposition sur deux rangs, signalée par Denison. Sur Qu 8586, s'observent, en avant I_3 et la racine de I_1, en retrait I_2. I_2 et I_3 sont de taille subégale. En face vestibulaire, leur couronne est faiblement spatulée. La face linguale est régulièrement concave, sans trace de tubercule à la base.

Canine. — La canine est plus courte que son homologue supérieure, comme l'a signalé Piveteau ; elle est aussi plus recourbée.

Prémolaires. — La structure des prémolaires présente un gradient de différenciation antéro-postérieur, comme à la mâchoire supérieure (fig. G47). Le cingulum lingual est toujours très développé.

P_1 est isolée de la canine et des prémolaires suivantes par de courts espaces ; c'est une dent vestigiale, monoradiculée et en forme de stylet.

P_2, plus développée, est constituée par un éconide dont le bord postérieur concave rejoint un épaississement angulaire lingual.

Sur P_3, moins haute que P_2, un denticule entouré d'un large cingulum commence à se différencier derrière la cuspide principale.

Sur P_4, un parastylide de développement variable précède toujours l'éconide. Dans la moitié postérieure de la dent, le cingulum très important est surmonté d'un denticule arrondi.

Molaires. — Denison a donné une description inexacte des deux molaires qui se ressemblent moins que ne l'affirme Piveteau.

M_1. Le paraconide de la première molaire, comprimé vestibulo-lingualement, forme une courte lame qui occupe une position oblique, linguo-vestibulaire, par rapport à l'axe antéro-postérieur de la dent. Il n'y a pas de trace de cingulum, mais au bas de l'arête antéro-linguale persiste fréquemment le parastylide. La rotation du paraconide vers la face vestibulaire ne semble pas amorcée ou l'est très faiblement.

Le protoconide, aussi haut que la longueur du trigonide, domine modérément le paraconide. Il a encore une forme piquante et pyramidale, primitive. Sa base, proéminente sur la face vestibulaire et soulignée de l'ectocingulum, est flanquée sur la face linguale, du métaconide vestigial, petite cuspide pointue entre trigonide et talonide.

Source : MNHN, Paris

Le talonide, court et quadrangulaire, a sa surface occlusale déversée, linguo-vestibulairement, à peine approfondie en une postfosside ; il est bordé d'une crête fine et basse dont les différents denticules sont indentifiables. Un seul spécimen, Qu 8576, sur une trentaine examinée, porte encore un hypoconide et un hypoconulide individualisés. L'hypoflexide est très marqué et la *crista obliqua*, très inclinée en direction du bord lingual du trigonide, mérite bien son nom.

Sur une même mandibule, M_3 tend à être un peu plus courte que M_1 (fig. G48). La lame du paraconide s'est allongée et fait fortement saillie par rapport à la base linguale du protoconide. Il est possible que la rotation linguo-vestibulaire soit amorcée car la préfosside est largement ouverte. Le parastylide est parfois individualisé, comme sur Qu 8575 ; le plus souvent, un ressaut de l'arête antéro-linguale du paraconide en indique l'emplacement. Le protoconide est à peine plus haut que celui de M_1. Mais, contrairement aux indications de Piveteau et Denison, nous avons observé à plusieurs reprises le métaconide, à des stades divers de régression ; sur Qu 8584, c'est une petite cuspide aussi volumineuse que celle de M_1 ; ailleurs, elle revêt la forme d'une crête anguleuse qui prolonge l'arête linguale du protoconide, en direction du talonide.

Le talonide, étroit et triangulaire, est plus court que celui de M_1. Les cuspides ont complètement disparu, remplacées par une crête continue jusqu'à la *crista obliqua* qui tend à disparaître, ouvrant ainsi la postfosside sur la face vestibulaire. L'hypoflexide est aussi marqué qu'à M_1.

L'évolution de la dentition de *T. thylacodes* se fait donc dans le sens d'une simplification de la structure occlusale, par rapport à la disposition tuberculo-sectoriale, ancestrale. Elle est liée à l'acquisition d'une spécialisation sécante très marquée, par régression des cuspides internes, développement des styles et formation d'une lame par fusion ou allongement des denticules vestibulaires.

Ce processus n'est pas particulier aux Limnocyoninae, il se manifeste aussi chez d'autres Hyaenodontidae et chez les Fissipèdes. Sa généralisation chez les Placentaires carnassiers semble plutôt relever d'un mécanisme évolutif unique pour atteindre un haut degré de spécialisation que d'une communauté d'origine génétique.

Affinités

Dans l'état actuel des connaissances, *Thereutherium thylacodes* est le seul Limnocyoniné sûr, connu en Europe occidentale. La plus grande partie de l'histoire de la sous-famille s'est déroulée en Amérique du Nord, mais les affinités entre la branche américaine et la branche européenne sont bien marquées.

1) *Thereutherium thylacodes* et les *Limnocyoninés* américains.

Les Limnocyoninae les plus anciens, *Prolimnocyon* et *Paeneprolimnocyon*, proviennent des niveaux de Gray Bull et Lost Cabin, de l'Éocène inférieur, qui correspondent approximativement à l'Yprésien. Ces deux genres conservent de nombreux caractères primitifs (persistance de M_3, trigonide complet aux cuspides serrées, molaires supérieures tuberculo-sectoriales...) qui, selon Van Valen, les rendent difficiles à distinguer de *Sinopa* (Proviverrinae) ; par conséquent, ils établissent, de façon formelle, l'existence de liens entre Limnocyoninae et Proviverrinae tels que Denison les avait déduits de l'étude du squelette crânien, postcrânien et de la denture, à l'encontre de Wortman qui associait les premiers aux Oxyaenidae, sur la base de la formule dentaire identique. Par ailleurs Van Valen pense que les deux rameaux (Proviverrinae et Limnocyoninae) ont commencé à diverger dès le Tiffanien.

D'après Guthrie (1967), les quatre espèces de *Prolimnocyon* forment une lignée unique dont vont se détacher, à l'Éocène moyen, *Thinocyon* et *Limnocyon*, lui-même à l'origine d'*Oxyaenodon*, dernier représentant américain qui s'éteindra à l'Éocène supérieur. *Limnocyon* et *Thinocyon* sont nettement plus évolués que *Prolimnocyon*. Leur M_3 a disparu et le métaconide des deux autres molaires commence à régresser ; les incisives se disposent sur deux rangs. Mais P_3 est triradiculée, bien que sans protocône différencié, et P^1 et P_1 ont encore deux racines sauf chez *Thinocyon cledensis*.

La régression du métaconide va se poursuivre chez *Oxyaenodon* dont elle constitue le principal caractère distinctif.

Source : MNHN, Paris

Ce rapide aperçu suffit à montrer que *T. thylacodes* se place dans la descendance directe des genres d'Amérique du Nord, en dépit du temps et de l'éloignement. Les caractères de la forme européenne sont l'aboutissement de tendances évolutives qui ont commencé à se manifester dès l'Éocène inférieur ; ses affinités semblent plutôt tournées vers *Thinocyon*, avec lequel il partage :

— les incisives inférieures sur deux rangs,
— la P_1 vestigiale monoradiculée,
— la régression des conules aux molaires supérieures,
— le début de fusion du paracône et du métacône,
— la présence de parastylide à P_4,
— le diamètre antéro-postérieur subégal de M_1 et M_2,
— la forme arrondie de la voûte occipitale,
— l'absence de crête sagittale,
— le palais court.

Il n'apparaît nullement nécessaire de recourir à l'hypothèse d'une évolution du rameau de *Thereutherium*, à partir d'un ancêtre proviverriné de l'Éocène inférieur, parallèlement au rameau des Limnocyoninae, comme le suggère Denison. Apparemment *Thereutherium* est un attardé, probablement le dernier représentant de la sous-famille et, aussi le plus évolué.

2) Origine de *Thereutherium thylacodes*.

La découverte de *Thereutherium thylacodes* dans le gisement d'Itardios (Lot), daté de l'Oligocène moyen, permet d'infirmer en partie l'âge Éocène supérieur que les auteurs lui attribuent depuis Denison. Mais l'existence de ce genre dans un gisement d'un niveau aussi élevé pose un problème relatif à son origine, puisque les connexions entre l'Europe et l'Amérique du Nord sont interrompues depuis la fin de l'Éocène inférieur (fig. 29).

Actuellement aucun élément antérieur au Stampien ne permet d'affirmer la présence de *Thereutherium* ou d'une forme ancestrale en Europe. Van Valen (1966, p. 96) a bien signalé qu'il tenait pour homologue de la dP4 de *Prolimnocyon atavus* ou d'une espèce apparentée, une dent provenant de Dormaal et figurée par Teilhard de Chardin (1927, pl. 5, fig. 1). Mais cette dent isolée a pu appartenir aussi à un Proviverrinae très primitif. En outre, il est difficile d'admettre que l'évolution d'un rameau détaché de la souche américaine depuis l'Éocène moyen ait pu se dérouler jusqu'à l'Oligocène moyen sans avoir laissé de traces... même en tenant compte de la petite taille des individus.

D'autre part, il faut remarquer que, dans les phosphorites, l'apparition de *Thereutherium* se situe, après la Grande Coupure, à un moment (ou presque) qui correspond à un apport d'éléments nouveaux dans la faune, par suite du rétablissement des relations avec l'Asie. *Thereutherium thylacodes* ne serait-il pas venu, comme *H. dubius*, *H. exiguus*, *H. leptorhynchus* et d'autres, à la faveur de la fermeture de la Mer de Turgaï ou par la voie des Balkans comme nous l'a suggéré oralement Gabounia ? Ce rameau, issu d'Amérique du Nord, aurait gagné l'Asie par l'isthme de Behring et serait venu échouer à l'Oligocène moyen dans la presqu'île européenne.

Cette hypothèse se trouve renforcée par la présence possible de *Thinocyon* signalée par Chow (1975), dans l'Éocène moyen de la province de Shantung. Si cette découverte venait à être confirmée, des liens phylétiques étroits uniraient *Thinocyon* à *Thereutherium*, expliquant les ressemblances décelées entre les deux genres. *Thereutherium* serait le terme d'un rameau venu d'Amérique du Nord qui, après avoir gagné l'Asie par l'isthme de Behring, aurait échoué à l'Oligocène moyen dans la presqu'île européenne ;

L'histoire des Limnocyoninés se dessine alors assez nettement. Les descendants de la souche nord-américaine ont mis à profit les variations paléogéographiques pour étendre progressivement leur influence jusque dans des régions très éloignées de leur terre ancestrale.

Il convient d'accepter avec prudence les hypothèses selon lesquelles, en l'absence de document paléontologiques, une origine asiatique est assignée à de nombreux genres et espèces. Les nombreuses lacunes qui persistent dans la connaissance des faunes d'Asie favorisent cette prise de position. Ainsi, pour *Thereutherium*, l'Asie n'a pas joué le rôle de berceau mais de relais dans l'évolution des lignées ou de centre de dispersion pour des espèces dont la souche se situerait en Amérique du Nord.

Source : MNHN, Paris

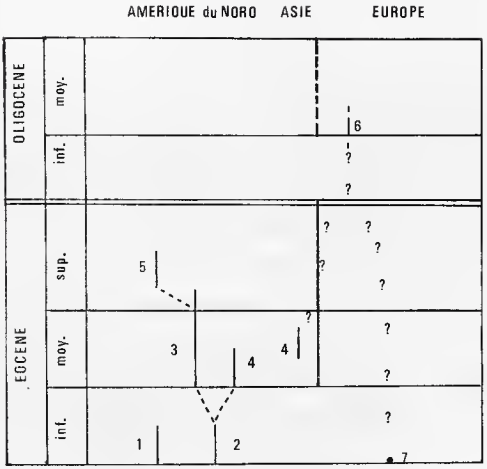


Fig. 29. — Relations présumées entre *Thereutherium thylacodes* et les Limnocyoninae de l'Éocène.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS

Au terme de cette révision, les Créodontes européens se présentent sous un jour bien différent de celui que montraient les travaux de Filhol et Martin. Le tableau 12, récapitulatif et comparatif des taxons recensés, met en évidence deux différences essentielles : d'une part l'absence d'Oxyaenidae, d'autre part la variété et la multiplicité des Hyaenodontidae.

1) *Absence des Oxyaenidae.* — Grâce à l'étude de matériel complémentaire, la position systématique de *Parozyaena galliae* se trouve modifiée. Sa formule dentaire en fait un indéniable hyaenodontiné. En conséquence, tous les Créodontes provenant des Phosphorites du Quercy appartiennent exclusivement à la famille des Hyaenodontidae ; il n'y a pas un seul représentant oxyaenidé. Cette conclusion peut être étendue à l'ensemble de l'Europe occidentale où, jusqu'à présent, aucun Oxyaenidae n'a été signalé dans des gisements postérieurs à l'Éocène inférieur.

TABLEAU 12. — Tableau récapitulatif des taxons de Créodontes européens de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur.

Taxons	Autrefois			Maintenant		
	genres	espèces nb total	nb total	genres	espèces nb total	nb total
Hyaenodontidés						
Proviverrinés	*Cynohyaenodon*	3		*Cynohyaenodon*	1	
	Paracynohyaenodon	1		*Paracynohyaenodon*	1	
	Quercytherium	1		*Quercytherium*	2	
				Prototomus ?	2	
		3	5		4	6
Hyaenodontinés	*Hyaenodon*	15		*Hyaenodon*	9	
	Pterodon	2		*Pterodon*	1	
	Apterodon	1		*Apterodon*	1	
		3	18	*Parapterodon*	1	
				Consobrinus	1	
				Schizophagus	1	
				Parozyaenoides	1	
				Parozyaena	1	
					8	16
Limnocyoninés	*Thereutherium*	1	1	*Thereutherium*	1	1 1
Oxyaenidés						
Palaeonictinés	*Parozyaena*	1	1		0	0
Total		8	25		13	23

Source : MNHN, Paris

2) *Variété des Hyaenodontidae.* — La diversité des Hyaenodontidae se traduit par un nombre élevé de genres et d'espèces appartenant aux 3 sous-familles, Proviverrinae, Hyaenodontinae et Limnocyoninae mais les implications dépassent la simple énumération et recouvrent deux aspects. La recherche des affinités permet d'affirmer l'existence de relations phylétiques étroites entre les Proviverrinés du Bartonien et ceux du Lutétien. Jusqu'à présent, les genres de l'Éocène supérieur apparaissaient isolés, leurs relations avec ceux de l'Éocène moyen n'ayant pu être établies clairement. Deux genres au moins (*Cynohyaenodon* et *Prototomus* ?) jettent un pont entre les formes des deux périodes et établissent la continuité qui faisait défaut.

L'autre aspect intéresse les Hyaenodontinae, dont on ne peut que souligner l'expansion florissante, du Ludien au Stampien moyen, peut-être en relation avec la disparition des Oxyaenidae. Sans doute, divers auteurs ont-ils contribué à révéler la variété de cette sous-famille, mais à présent, celle-ci se manifeste différemment : à côté d'un nombre restreint d'espèces de *Hyaenodon*, s'épanouissent plusieurs genres à affinités ptérodontoïdes. Cette diversification exprime vraisemblablement la pluralité des niches écologiques disponibles, en rapport avec un régime alimentaire carné aux multiples nuances dans le choix des proies. Cette observation peut d'ailleurs être étendue à l'ensemble de la famille des Hyaenodontidae dont les dentures réalisent des types morphologiques rivalisant en efficacité avec ceux des Fissipèdes mais sans en atteindre la variété. Bien que Gaspard (1971) ait avancé que les relations entre morphologie dentaire, composition des régimes et propriétés des mouvements mandibulaires paraissent, pour la plupart, conjecturales, on peut distinguer quatre groupes chez les Hyaenodontidae, par référence aux spécialisations dentaires des Fissipèdes :

a) type à dominante piquante, représenté par *Prototomus ? minor*, *Cynohyaenodon cayluxi* et *Paracynohyaenodon schlosseri* ;

b) type à dominante broyeuse illustré par *Quercytherium tenebrosum*, *Schizophagus dilatatus* et *Apterodon gaudryi* ;

c) type à dominante tranchante, représenté par toutes les espèces de *Hyaenodon*, *Consobrinus quercyi* et *Thereutherium thylacodes* ;

d) type sans dominante, alliant à la fois une fonction coupante et une fonction broyeuse : *Pterodon dasyuroides*, et *Parapterodon lostangensis*.

Mais il n'est guère possible à partir de l'ostéologie d'aller au-delà de ces catégories élémentaires, ni de reconnaître les types proposés par Gaspard.

Dans le monde mammalien du Paléogène, les Hyaenodontidae ont joué le rôle de prédateurs, devançant la radiation des Fissipèdes qui les ont supplantés peu à peu.

LES HYAENODONTIDAE ET LA BIOSTRATIGRAPHIE DU PALÉOGÈNE

La biostratigraphie du Paléogène continental européen repose sur la succession des faunes mammaliennes dans lesquelles, jusqu'à présent, les Hyaenodontidae tenaient une place négligeable : soit laissés de côté, soit réduits à un rôle secondaire, ils étaient mentionnés accessoirement dans les listes fauniques. Ils ne fournissaient pas de données stratigraphiques précises, parce qu'insuffisamment connus à tous les points de vue anatomiques, évolutifs et taxinomiques.

Désormais, la plupart des genres et des espèces peuvent participer à l'échelle stratigraphique fondée sur l'évolution des Mammifères du Ludien au Stampien supérieur en Europe comme en témoigne le tableau de répartition (fig. 31), bien que, certains taxons ne fournissent encore que des informations ponctuelles, sans rapport avec leur durée réelle. En ce qui concerne les phosphorites du Quercy, les gisements ayant livré des Hyaenodontidae s'échelonnent de l'horizon d'Euzet-les-Bains à celui de Cournon (fig. 31). Des sites plus anciens ont été signalés et la présence de *Parozyaena galliae* à Fons 3 (Gard), dans un niveau antérieur à Euzet, est un argument en faveur du vieillissement de la base des

Source : MNHN, Paris

dépôts quercynois, bien que cette espèce n'ait pas été retrouvée *in situ*, lors des fouilles récentes dans le Quercy.

L'histoire des Hyaenodontidae dans le Quercy semble s'achever au niveau de Pech-Desse et de Pech-du-Fraysse (fig. 30), mais elle se poursuit au-delà en Allemagne et dans le Sud-Ouest de la France. Les derniers *Hyaenodon* s'éteignent pendant le Stampien supérieur, à Dieupentale et peut-être à Bransat-Coderet.

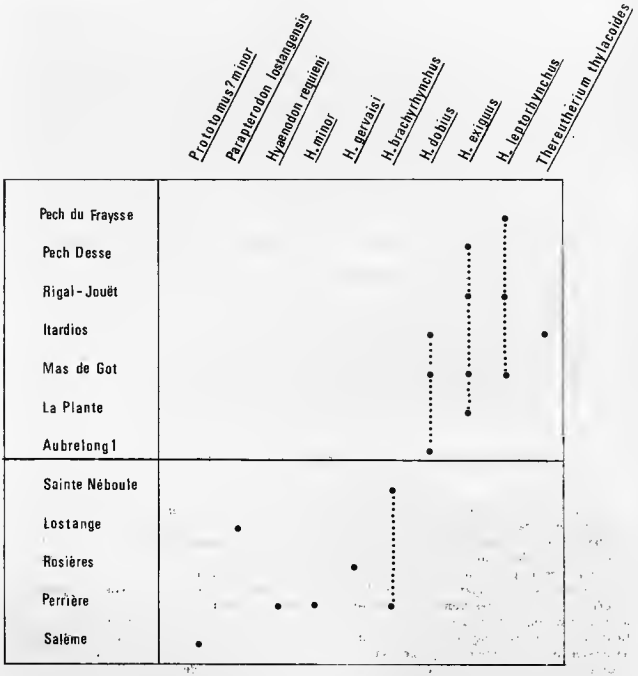


FIG. 30. — Distribution des Hyaenodontidae dans les gisements des Phosphorites du Quercy.

Source : MNHN, Paris

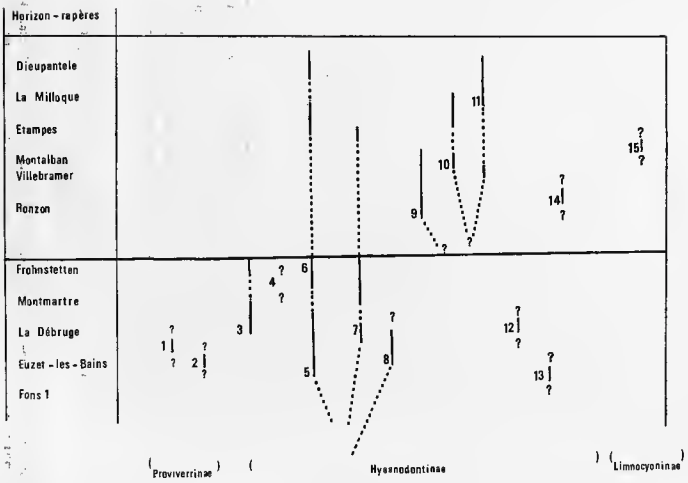


FIG. 31. — Distribution chronologique des espèces de Hyaenodontidae, de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur, en Europe occidentale (*, localisation non précisée dans les phosphorites).

Source : MNHN, Paris

Pendant la période du Ludien au Stampien supérieur, les Hyaenodontidae n'ont pas eu une répartition chronologique uniforme, en Europe occidentale (fig. 31). Des changements sont intervenus à la fin de l'Éocène supérieur. Les Proviverrinae, les Hyaenodontinae à affinités ptérodontoïdes, accompagnés de quelques espèces de *Hyaenodon*, présents dans les formations ludiennes, sont absents des gisements stampiens où apparaissent des espèces nouvelles de *Hyaenodon*, *Apterodon gaudryi* et *Thereutherium thylacodes*.

Or, il s'est produit à ce moment-là, un événement qui a perturbé l'existence et la répartition des espèces et des genres : un certain nombre disparaît, d'autres apparaissent. La nature même de cet événement est conjecturale mais depuis que Stehlin (1909) a mis en évidence ses répercussions sur la faune, le phénomène est désigné sous le nom de « Grande Coupure », par allusion à l'importance des changements intervenus. Cette limite, située pour les Hyaenodontidae entre le niveau de St-Capraise-d'Eymet et Aubrelong 1, a été cernée à partir d'autres ordres de Mammifères de façon encore plus précise par Brunet (1975) qui la place entre St-Capraise-d'Eymet et Soumailles où il n'a pas été trouvé de Créodontes.

Dans l'échelle stratigraphique que nous avons employée (tabl. 1, p. 14-15), le Ludien se termine avec le niveau de Frohnstetten. Cependant, il conviendrait peut-être de substituer au gisement allemand, constitué par un ensemble de fissures dont le remplissage synchrone n'est pas vérifié, celui stratifié de St-Capraise qui, selon Brunet, serait postérieur à Frohnstetten. A notre avis, s'il y a une différence d'âge, elle doit être assez faible. D'autre part, ces deux gisements où est présent *Pterodon dasyuroides*, sont contemporains de l'horizon des marnes supragypseuses du Bassin de Paris qui renferment aussi cette espèce. Or, ce niveau coïncide exactement avec la limite que Cavelier assigne à l'Éocène supérieur dans le Bassin de Paris, puisqu'il fait débuter l'Oligocène avec les argiles vertes de Romainville, immédiatement sus-jacentes aux marnes blanches de Pantin. Quant à l'horizon de Soumailles, il ne semble pas avoir d'équivalent dans les phosphorites du Quercy. La liste faunique établie par Brunet fait état de l'absence d'espèces et de genres éocènes (*Pterodon dasyuroides*, *Xiphodon*, *Dichodon*, *Choeropotamus*, *Anoplotherium*) et de l'apparition des premiers immigrants asiatiques parmi lesquels figurent *Entelodon antiquum* et *Eusmilus bidentatus*. Ce dernier a été retrouvé à Aubrelong 1, premier gisement oligocène du Quercy ; il est accompagné d'*Entelodon magnum*, espèce plus évoluée que *E. antiquum* et qui a été également recueillie à Ronzon et dans le Calcaire de Brie. Aucun Créodonte n'a été signalé à Soumailles, assez pauvre en carnassiers d'ailleurs, alors que *H. dubius* est un élément abondant à Aubrelong 1 dont le reste de la faune confirme la position à un niveau supérieur à celui de Soumailles.

On peut donc conclure que les Hyaenodontidae apportent des arguments en faveur d'une limite Éocène-Oligocène, coïncidant avec celle définie à partir des représentants d'autres ordres de Mammifères et celle obtenue à partir des milieux laguno-lacustres et laguno-marins.

Le tableau de répartition des espèces (fig. 31) montre que la « Grande Coupure » n'eut pas que des conséquences catastrophiques. Son action s'est exercée inégalement sur les différentes espèces. Les Proviverrinés et quelques Hyaenodontinés, *Pterodon dasyuroides*, peut-être *Hyaenodon heberti*, *H. minor* et *Paroxyaena galliae*, disparaissent tandis que *H. brachyrhynchus* et *H. gervaisi*, insensibles apparemment au changement, traversent la limite et poursuivent leur évolution pour s'éteindre longtemps après, le premier pendant le Stampien moyen, le second, au cours du Stampien supérieur.

Cet appauvrissement partiel des faunes est compensé par l'apparition de genres et d'espèces jusqu'alors inconnus (*H. leptorhynchus*, *H. dubius*, *H. exiguus*, *Thereutherium thylacodes*, *Apterodon gaudryi*). La disparition des autochtones et l'arrivée des immigrants sont en liaison avec les événements qui ont affecté la paléogéographie européenne à cette époque.

LES HYAENODONTIDAE ET LA PALÉOGÉOGRAPHIE DE L'EUROPE A LA FIN DU PALÉOGÈNE

A l'Éocène supérieur, l'Europe occidentale est isolée, à la fois de l'Amérique du Nord à l'Ouest, de l'Europe septentrionale, au Nord et de l'Asie, à l'Est. Pendant le Ludien, les transgressions des mers

Source : MNHN, Paris

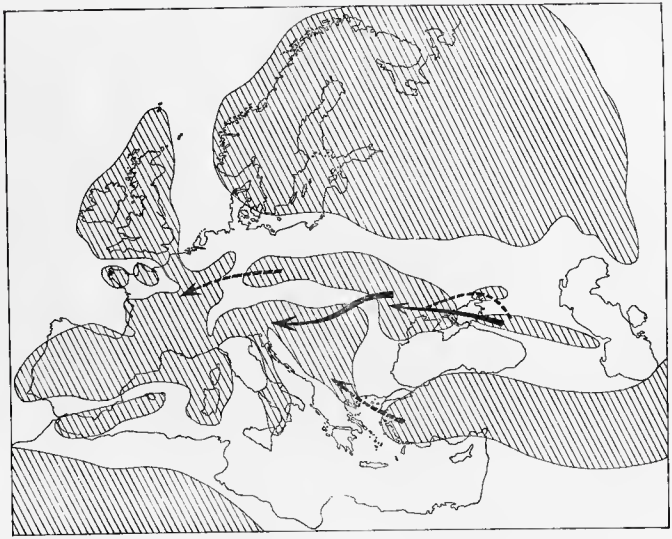


FIG. 32. — Voies de migrations possibles suivies par les Hyaenodontidae à l'Oligocène inférieur et moyen (d'après Ch. Pomerol 1973). Flèches noires : passages classiquement admis ; en pointillé : autre voie possible.

Source : MNHN, Paris

épicontinentales progressent sur ce continent amputé qui se morcelle peu à peu en un archipel. Cette insularité a contribué à la persistance d'éléments archaïques (Proviverrinae) et l'apparition d'espèces endémiques dans la faune. Les conditions créées par l'isolement géographique, interférant avec celles dues à l'endémisme, favorisent le polymorphisme et la multiplication spécifique, ce qui pourrait expliquer les variations constatées dans les listes de faunes de gisements contemporains, indépendamment de leur nature, stratifiée ou non. *Prototomus ? minor*, *Cynohyaenodon*, *Paracynohyaenodon* ne sont signalés nulle part en dehors du Quercy ; *Quercytherium*, présent à Euzet et dans les phosphorites, fait défaut à La Débruge et en Angleterre ; *Pterodon dasyuroides*, recensé à La Débruge, dans le Bassin de Paris, dans le Quercy et en Allemagne, est absent d'Euzet et du Hordle.

A l'Oligocène, le caractère transgressif s'atténue lentement, en relation avec les phases orogéniques pyrénéenne et alpine. Les liaisons marines deviennent fluctuantes : elles s'établissent puis se résorbent, laissant derrière elles un réseau de lagunes et de lacs. Un diverticule de la Mer du Nord envahit le fossé rhénan et rejoint la Téthys qui s'étale dans la dépression alpine. Mais ce sont surtout les intermittences de la mer ouralienne qui ont eu des conséquences sur le peuplement faunique, en rétablissant les connexions avec le continent asiatique. Cependant, un bras de mer persistant à travers l'Europe centrale a pu empêcher les immigrants de suivre cette voie directe. Ils ont été contraints d'emprunter un passage plus méridional, à proximité de la Mer Caspienne (fig. 32). Des terres émergées, entrecoupées de bassins peu profonds et temporaires sur l'emplacement des Balkans, jalonnaient la partie septentrionale de la Mésogée, depuis le Caucase jusqu'à la péninsule d'Europe occidentale. Cette route fut vraisemblablement celle qu'ont suivie les Mammifères venant d'Asie centrale ou du Kazakhstan et dont certains d'entre eux, tel *H. dubius*, persisteront jusqu'à l'Oligocène supérieur en Géorgie, selon Gabounia (1966). Le long cortège d'Ongulés (*Eggysodon*, *Entelodon*, Ronzothères, Anthracothères et Gélocidés...) entraîne à sa suite celui des prédateurs parmi lesquels les Félidés machairodontes côtoient *H. dubius*, *H. leptorhynchus*, *H. exiguus*, *Apterodon gaudryi*, et pourquoi pas *Thereutherium thylacodes*, dont l'hypothèse de l'origine asiatique se trouve ici renforcée.

L'apparition de nouvelles espèces d'Hyaenodontidae présentant un certain étalement au cours du Stampien, on peut se demander si elle pourrait correspondre à l'arrivée de vagues successives d'immigrants. La confrontation avec les résultats obtenus pour d'autres Mammifères n'est pas indiscutablement probante, car tous les ordres ne sont pas concernés, peut-être à cause de l'insuffisance des documents paléontologiques. Cependant, cette hypothèse ne doit pas être écartée car elle pourrait éventuellement apporter des renseignements sur les mouvements de la Mer de Turgaï et les connexions terrestres, pendant l'Oligocène inférieur et moyen bien que, selon D. Savage (comm. orale), elle avait complètement régressé au Stampien moyen.

Trois ensembles fauniques ont pu être distingués :

— le premier correspond à Soumailles, avec l'association *Eggysodon*, *Entelodon*, *Eusmilus* ;

— le second, du niveau d'Aubrelong 1 et de Ronzon, associe *Ronzotherium*, *Gelocus*, *Bothriodon*, *Eucricetodon*, *Eumys* et *Hyaenodon dubius* ;

— le troisième, situé au niveau de Villebramar, Montalban et Itardios, regroupe *Anthracotherium*, *Lophiomeryx*, *Nimravus*, *Thereutherium thylacodes*, *Hyaenodon leptorhynchus*, *H. exiguus* et *Apterodon gaudryi*.

Les Hyaenodontidae nouveaux venus ne trouvent pas, en Europe, des conditions favorables à leur expansion. A côté de la concurrence des Fissipèdes, ils rencontrent des conditions climatiques qui se dégradent progressivement. Le climat chaud et humide, coupé de périodes de sécheresse, de l'Éocène supérieur se refroidit. Cet abaissement de la température, conséquence partielle de la « continentalisation » de l'Europe, pourrait être responsable de l'absence de réciprocité dans les échanges fauniques entre l'Asie et l'Europe, au profit d'un courant migratoire à sens unique oriento-occidental. La disparition des barrières géographiques a rendu de nouveaux territoires accessibles aux Mammifères asiatiques appartenant à des familles variées. Pour le moment contrairement à ce qui a été montré dans d'autres régions, à d'autres époques, il n'a pas pu être établi avec certitude l'existence de migrations de l'Europe vers l'Asie, bien que l'hypothèse ne puisse pas être rejetée *a priori*. L'unilatéralité du courant migratoire conduit à admettre, à l'origine de ce renouvellement de faune l'intervention

Source : MNHN, Paris

d'obstacles de nature variée, dont les conditions climatiques. Le refroidissement du climat, en se prolongeant jusqu'au Stampien supérieur et à l'Aquitanien, aurait provoqué l'appauvrissement progressif des faunes mammaliennes de ces périodes, connu depuis longtemps des paléomammalogistes, si bien que les derniers *Hyaenodon* européens seraient morts autant de faim que de froid !

La disparition des Hyaenodontidae d'Europe occidentale n'est que provisoire.

Les Hyaenodontinae persistent jusqu'au Miocène en Afrique orientale et en Inde. Pour ces deux contrées, les régions caucasiennes semblent avoir joué un rôle aussi fondamental que celui mentionné dans le renouvellement faunique de l'Europe, car elles ont constitué un véritable centre de dispersion, dès l'Éocène supérieur, en direction du Moyen-Orient et du Pakistan.

Au Miocène, l'Europe verra arriver de nouveau les Hyaenodontinés sous la forme d'un ultime immigrant de grande taille, *Hyainailouros*, dont l'origine semble bien cette fois se situer en Afrique.

TENDANCES ÉVOLUTIVES DES HYAENODONTIDAE ENTRE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR ET L'OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR

Au travers des extinctions et des renouvellements des Hyaenodontidae, pendant la fin du Paléogène, un certain nombre de tendances évolutives peuvent être dégagées.

Les plus importants concernent la denture dont le caractère tranchant est de plus en plus marqué et revêt par convergence la même forme que chez les Fissipèdes, c'est-à-dire différenciation de carnassières et simplification de la morphologie dentaire primitive par régression des cuspides linguales. Chez les Proviverrinae, la secodontie se manifeste au niveau des molaires par :

— le rapprochement du paracône et du métacône,
— la régression des conules,
— l'allongement du métastyle,
— l'allongement antéro-postérieur, accompagné de rotation linguo-vestibulaire du paraconide,
— la régression du métaconide,
— la régression du talonide,
— la compression vestibulo-linguale du protoconide.

Il y a une très nette prédominance du trigone, puisque l'ypocône ne se développe pas, et du trigonide sur le talonide. La moitié linguale des molaires régresse tandis que les cuspides vestibulaires tendent à s'aligner pour s'affronter à la manière des lames de ciseaux. Cependant, il n'y a pas encore de carnassières différenciées. Toutes les molaires subissent l'action de la spécialisation, selon un gradient antéro-postérieur, et l'on perçoit encore nettement l'ascendance insectivore, que renforce la persistance de la structure semi-molariforme des P^3 et P^4.

A partir des Proviverrinae, les tendances évolutives précédentes, portées à leur apogée, vont s'exercer de façon différentielle sur les molaires et induire la différenciation de deux rameaux parallèles principaux : celui des Limnocyoninae et celui des Hyaenodontinae. Cette fois, la fonction carnassière se concentre sur un couple de dents, soit M^1/M_2 (Limnocyoninae), soit M^2/M_3 (Hyaenodontinae), au détriment des molaires postcarnassières qui régressent ou même disparaissent. Mais indépendamment de cette localisation, les mêmes tendances se rencontrent dans les deux sous-familles :

— la disparition du métaconide,
— la régression jusqu'à la disparition du talonide,
— l'abaissement accompagné de bascule vers l'arrière du protoconide et son allongement antéro-postérieur qui égale la longueur du paraconide et même la surpasse,
— la formation d'un pseudamphicône,
— l'alignement du métastyle sur le pseudamphicône,
— la régression du protocône, voire sa disparition.

Source : MNHN, Paris

Chacun de ces caractères s'observe à des stades variés, chez les différents genres de l'une et l'autre sous-famille.

En outre, chez les Hyaenodontinae, la tendance à la dilatation postéro-linguale des prémolaires se manifeste à plusieurs reprises dans des lignées différentes (*Schizophagus dilatatus*, *Hyaenodon brachyrhynchus*, *H. requieni*, *Parapterodon lostangensis*), mais ne rivalise jamais avec celle de *Quercytherium tenebrosum* (Proviverrinae). Au nombre des tendances évolutives propres à *Hyaenodon*, il faut considérer aussi le développement d'un lobe antérieur précédant la cuspide principale de P^4 et P_4. La variabilité observée dans l'expression de ce caractère, à l'origine de distinctions spécifiques superflues, a été mal interprétée. Il est probable que son apparition a une signification fonctionnelle puisqu'elle accroît la portion coupante de la série jugale. Ce denticule accessoire apparaît indépendamment de l'allongement du museau : il se manifeste aussi bien chez *H. gervaisi*, aux prémolaires chevauchantes, que chez *H. dubius*, où les mêmes dents sont espacées. Cependant, on doit souligner que sa présence demeure exceptionnelle chez *H. requieni* du Ludien, alors qu'elle est très fréquente chez les espèces stampiennes, mais les populations de *H. exiguus* et *H. dubius*, où la variabilité de ce caractère a été étudiée plus précisément, sont insuffisantes pour établir des corrélations entre le niveau stratigraphique et la fréquence.

Plusieurs lignées, qui ont pu être suivies pendant un intervalle de temps important, (*P. dosyuroides*, *H. requieni*, *H. leptorhynchus*, *H. dubius*, *H. gervaisi*) montrent une tendance à l'accroissement de taille que reflètent les diagrammes de variations dentaires.

Enfin, dans les deux rameaux des Limnocyoninae et des Hyaenodontinae, le nombre de dents diminue et la régression porte sur les mêmes éléments, les incisives et la P^1 et la P_1, en plus de la disparition déjà mentionnée des molaires post-carnassières.

* * *

Les tendances évolutives au niveau du crâne se dégagent de façon moins évidente qu'au niveau de la denture, peut-être à cause d'un matériel plus restreint. L'architecture crânienne demeure relativement conservatrice et stable. La plupart des caractères observés se retrouvent chez de nombreux Placentaires contemporains ou d'époques antérieures, comme par exemple les Condylarthres, et ont une signification plésiomorphe. Toutefois il faut signaler l'évolution du canal palatin de *Hyaenodon*, dont la fermeture est corrélative de l'évolution dentaire et du développement de la musculature masticatrice.

Une tendance au raccourcissement de la région basicrânienne par rapport à la longueur totale du crâne a pu se manifester, mais les séries de comparaison sont trop faiblement documentées pour pouvoir l'affirmer sans réserves.

* * *

En revanche, l'étude des moulages endocrâniens apporte une importante contribution à la connaissance des voies et des étapes selon lesquelles s'est déroulée l'évolution du néopallium chez les Hyaenodontidae. Les types de fissuration qui ont été décrits chez *Cynohyaenodon cayluxi*, *Pterodon dasyuroides* et *Hyaenodon* représentent des stades morphologiques qui s'intercalent entre ceux déjà connus chez les Artiodactyles et les Fissipèdes, comblant, en quelque sorte, les lacunes laissées par ces derniers.

Cynohyaenodon cayluxi, avec un seul sillon antéro-postérieur, constitue le stade le plus primitif par lequel est passé le néopallium de tous les Placentaires. Il précède le stade à deux sillons décrit par Dechaseaux (1968), chez les Artiodactyles et par Piveteau (1961), chez les Fissipèdes.

Pterodon dasyuroides illustre l'étape suivante, à deux sillons principaux (latéral et suprasylvia) qu'accompagne une ébauche de coronal et de sillon δ selon la disposition rencontrée chez les Artiodactyles de l'Éocène supérieur (*Oxacron*, *Dichobune* et *Dacrytherium*).

La fissuration atteint son maximum de complexité avec *Hyaenodon*, chez lequel trois sillons parallèles s'allongent entre les rhinales et la scissure interhémisphérique. Alors l'évolution néocorticale des Hyaenodontidae paraît être à son apogée ; elle va désormais stagner jusqu'au Miocène, où le dernier jalon, *Megistotherium*, ne diffère de *Hyaenodon* que par l'extension antéro-postérieure des trois sillons.

Source : MNHN, Paris

Le néopallium des Hyaenodontidae porte donc un nombre restreint de sillons allongés antéro-postérieurement, profondément incisés et séparant des gyri « en boudin ». Cette disposition, très vraisemblablement, devait être celle, caractéristique des Créodontes en général, puisqu'elle s'observe aussi chez *Megistotherium*.

La contemporanéité des deux premiers stades illustre le fait déjà observé chez d'autres Mammifères, à savoir qu'à une époque donnée, ici l'Éocène supérieur, l'évolution de la fissuration revêt des aspects divers et se déroule à des vitesses variables selon les lignées. Sous cette diversité, apparaissent les grandes lignes de l'histoire du cerveau des Hyaenodontidae. Il a traversé les mêmes stades que celui des Artiodactyles et des Fissipèdes, mais selon un rythme plus lent, impliquant une divergence précoce des diverses voies évolutives.

Tandis que les ressemblances avec les Fissipèdes semblent limitées à l'identité des étapes traversées, des convergences avec l'évolution néopalléale des Artiodactyles ont été signalées à plusieurs reprises. Celles-ci se manifestent non seulement au niveau de la fissuration (sillon δ, ébauche de coronal rejoignant la suprasylvia, présence d'un gyrus amygdoïde) mais aussi dans le mode de croissance néocorticale, où le développement du territoire central l'emporte sur celui du territoire périphérique. Toutefois, ce dernier n'est pas exempt de tout accroissement, comme en témoignent les sillons apparus dans le lobe frontal et le lobe temporal ; mais il ne revêt pas la même amplitude et demeure limité. En conséquence, le néopallium des Hyaenodontidae est resté à un stade primitif d'organisation et il n'a pas franchi les étapes capitales observées dans d'autres lignées de Placentaires (Artiodactyles, Fissipèdes, Primates) telles que la flexure télencéphalique, l'apparition de l'ectosylvia, l'operculisation du territoire central. Ainsi, chez les Hyaenodontidae, un cerveau offrant des affinités marquées avec celui des Artiodactyles s'allierait à une denture dont les spécialisations rivalisent avec celles des Fissipèdes. Dans la mesure où les résultats obtenus chez les Hyaenodontidae peuvent être étendus aux Oxyaenidae dont aucun moulage endocrânien n'est connu, on peut se demander si les Créodontes n'associaient pas un cerveau de végétarien à une denture de carnassier : apparemment ils n'avaient pas l' « intelligence » de leurs moyens. Nous ne pensons pas qu'il faut en déduire des conclusions phylétiques particulières, nous soulignerons simplement que le néopallium, comme la denture et la circulation sanguine, apporte des arguments en faveur de l'autonomie taxinomique des Créodontes par rapport aux Fissipèdes.

De façon générale, les tendances évolutives mises en évidence chez les Hyaenodontidae ont un facteur commun : leur vitesse ou plutôt leur lenteur. Sauf au niveau de la denture, les transformations interviennent très lentement, d'où un décalage de plus en plus grand entre les différentes parties en évolution. Les caractères primitifs transparaissent nettement sous les spécialisations. C'est pourquoi la présence de Hyaenodontidae confère un cachet archaïque aux faunes mammaliennes d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur.

ANNEXE I

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	4	5,7 — 6,1	5,80 ± 0,002	0,173	4	2,8 — 3,6	3,12 ± 0,086	0,340
P_3	6	5,2 — 6,0	5,6 — 0,766	0,303	6	2,7 — 3,4	2,93 ± 0,622	0,273
P_4	8	5,3 — 6,3	5,62 ± 0,931	0,326	8	2,7 — 3,2	2,90 ± 0,030	0,180
M_1	8	5,7 — 6,2	5,96 ± 0,037	0,206	8	3,3 — 3,6	3,45 ± 0,012	0,119
M_2	8	6,4 — 7,2	6,73 ± 0,057	0,255	8	3,8 — 4,5	4,07 ± 0,044	0,225
M_3	6	7,2 — 7,3	7,21 ± 0,001	0,040	6	4,1 — 4,6	4,3 ± 0,266	0,178

Limites de variation, moyenne, et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_1) de *Cynohyaenodon cayluxi*.

Source : MNHN, Paris

Annexe II

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	3	6,8 — 7,1	6,93 ± 0,015	0,152	3	2,6 — 2,9	2,76 ± 0,015	0,152
P_3	3	6,8 — 7	6,9 ± 0,006	0,1	3	2,7 — 3,2	2,9 ± 0,046	0,264
P_4	4	6,2 — 6,5	6,4 ± 0,015	0,141	4	2,8 — 3,1	2,97 ± 0,011	0,125
M_1	6	6,2 — 7	6,6 ± 0,056	0,260	5	3,8 — 4,2	4 ± 0,016	0,141
M_2	5	7 — 7,5	7,18 ± 0,033	0,204	4	4,5 — 4,7	4,6 ± 0,01	0,115
M_3	2	7,2 — 7,3	7,25 ± 0,002	0,070	2	4,6 — 5,1	4,85 ± 0,062	0,353

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_1) de *Prototomus ? minor*

Annexe III

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	1	5,2			1	3		
P_3	2	5,0 — 5,2	5,1 ± 0,01	0,141	2	2,6 — 2,9	2,75 ± 0,022	0,212
P_4	3	4,5 — 5,1	4,8 ± 0,060	0,300	3	2,4 — 3	2,7 ± 0,06	0,300
M_1	4	4,7 — 5,9	5,15 ± 0,222	0,544	3	3,3 — 3,9	3,56 ± 0,062	0,305
M_2	4	4,9 — 6,3	5,35 ± 0,327	0,660	3	3,6 — 4,3	3,86 ± 0,955	0,378
M_3	2	4,8 — 5,3	5,05 ± 0,062	0,353	1	3,5		

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_1) de *Prototomus ? bulbosus*

Annexe IV

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	3	8,6 — 9,5	9,13 ± 0,148	0,470	3	8,4 — 9,2	8,20 ± 0,080	0,340
P_3	3	7,5 — 8,5	8,03 ± 0,168	0,500	2	6,7 — 7,4	7,05 ± 0,122	0,490
P_4	3	7,3 — 8,0	7,63 ± 0,082	0,351	3	5,6 — 6,6	6,06 ± 0,168	0,503
M_1	3	7,0 — 7,4	7,23 ± 0,288	0,208	3	4,4 — 5,5	4,9 ± 0,206	0,556
M_2	5	7,0 — 8,2	7,98 ± 0,005	0,083	5	4,2 — 6,1	5,18 ± 0,389	0,697
M_3	3	7,4 — 9,0	7,83 ± 0,095	0,378	3	5,0 — 5,8	5,4 ± 0,106	0,400

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_1) de *Quercytherium tenebrosum* du Quercy.

Source : MNHN, Paris

Annexe V

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_4	2	7,9 — 8,8	8,35 ± 0,202	0,636	2	5,1 — 5,3	5,25 ± 0,022	0,212
P_3	2	7,6 — 8,5	8,05 ± 0,202	0,636	2	5,1	5,1	
P_4	2	7,7 — 8,7	8,02 ± 0,250	0,707	2	5,2 — 5,4	5,3 ± 0,010	0,141
M_1	2	6,9 — 7,4	7,15 ± 0,062	0,353	2	4,9 — 5,0	4,95 ± 0,002	0,070
M_2	3	7,7 — 8,1	7,90 ± 0,026	0,200	3	4,8 — 5,3	5,13 ± 0,055	0,288
M_3	4	7,6 — 9,0	8,5 ± 0,290	0,621	4	5,2 — 5,8	5,55 ± 0,042	0,238

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_4) de *Quercytherium simplicidens*.

Annexe VI

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	2	6,7 — 6,8	6,75 ± 0,002	0,700	2	3,5 — 3,9	3,70 ± 0,040	0,280
P_3	3	5,3 — 6,9	6,2 ± 0,446	0,810	3	2,8 — 3,7	3,3 ± 0,014	
P_4	2	6,9 — 7,8	7,35 ± 0,202	0,630	2	4,0 — 4,5	4,25 ± 0,006	0,350
M_1	5	6,4 — 8,0	7,06 ± 0,338	0,650	5	3,7 — 4,6	4,30 ± 0,100	0,350
M_2	3	7,2 — 8,2	7,8 ± 0,186	0,530	3	4,2 — 4,9	4,5 ± 0,082	0,350
M_3	4	7,3 — 9,0	8,35 ± 0,402	0,730	4	4,6 — 5,3	5,0 ± 0,075	0,310

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_4) de *Paracynohyaenodon schlosseri*.

Annexe VII

	L				l			
	N	LV	M	Σ	N	LV	M	Σ
P_2	16	2,0 — 2,7	2,31 ± 0,027	0,172	14	1,1 — 1,8	1,45 ± 0,025	0,165
P_3	15	2,5 — 3,2	2,70 ± 0,024	0,162	12	1,4 — 1,8	1,56 ± 0,013	0,123
P_4	23	2,6 — 3,9	3,25 ± 0,063	0,025	21	1,4 — 2,0	1,80 ± 0,025	0,162
M_1	25	2,6 — 4,1	3,51 ± 0,362	0,614	21	1,6 — 2,1	1,94 ± 0,022	0,153
M_2	26	3,3 — 4,3	3,65 ± 0,007	0,300	24	1,7 — 2,2	1,96 ± 0,029	0,176

Limites de variation, moyenne et écart-type des dents jugales inférieures (sauf P_4) de *Thereutherium thylacodes*.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ANDREAE (A.), 1887. — Ein neues Raubtier aus dem mitteloligocänen Meeressand des Mainzerbeckens. *Ber. senckenberg. naturforsch. Ges.* : 125-133, 1 pl.

ANDREWS (C. W.), 1906. — A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum Egypt. *Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, London : 324 p., 98 fig., 25 pl.

ASTRE (G.), 1926. — Présence d'un *Hyaenodon* dans les mollasses qui bordent la rive droite de la Garonne. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, **26** : 389-393, 1 fig.

BARBENFLETH (K. S.), 1913. — Notes on the form of the carnassial tooth of Carnivorous Mammals. *Saertryk ak. Vidensk. Meddel. Fra. Dansk naturh. Foren*, Bd 65 : 67-111, 15 fig.

BEAUMONT (G. de), 1970. — Le problème de la position taxonomique de *Hyainailouros* Biedermann (Mammalia). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lousanne* **70** (8) : 357-363, 8 fig.

BERGOUNIOUX (F. M.) & CROUZEL (F.), 1968. — Sur deux gisements du Bassin d'Aquitaine : St Martin de Castelvi (Tarn) et Launaguet (Haute-Garonne). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **104** (3-4) : 367-380, 6 fig.

BLACK (G. C.) & DAWSON (M.), 1966. — A review of late Eocene mammal faunas from North America. *Amer. J. Sci.*, New Haven, **264** : 321-349, 4 fig.

BLAINVILLE (H. M. DUCROTAY de), 1839. — Sur l'*Hyaenodon leptorhynchus* (de Laizer) nouveau genre de Carnassiers fossiles d'Auvergne. *Ann. franç. et étrang. d'Anatomie et Physiologie*, **3** : 17-31, 1 pl.

BLAINVILLE (H. M. DUCROTAY de), 1841-1842. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des Mammifères récents et fossiles. Tome 2 : Secondates et Subursus, 123 p. ; Viverras, 100 p. et atlas, 117 pl. Baillère édit. Paris.

BLONDEAU (A.), CAVELIER (C.), FEUGUEUR (L.) & POMEROL (Ch.), 1965. — Stratigraphie du Paléogène du Bassin de Paris en relation avec les bassins avoisinants. *Bull. Soc. géol. France*, (7) **7** (2) : 200-221, 8 tabl.

BONIS (L. de), 1964. — Étude de quelques Mammifères du Ludien de La Débruge (Vaucluse). *Ann. Pal. (Paris), Vertébrés*, **50** (2) : 119-154, 5 pl.

BONIS (L. de), CROCHET (J.- Y.), RAGE (J. C.), SIGE (B.), SUDRE (J.) & VIANEY-LIAUD (M.), 1972. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes dans les Phosphorites du Quercy. Pré-tirage Table Ronde : Phosphorites du Quercy, Montauban 1972, 6 p.

BRAVARD (A.), 1858. 7 Monografía de los terrenos marinos terciarios del Parana. *Anal. Mus. Publ. Buenos Aires* : 94 p.

BRAVARD (A.) & POMEL (A.), 1850. — Notice sur les ossements fossiles de La Débruge, près d'Apt.

BRUNET (M.), 1970. — Nouvelles découvertes concernant la faune et la position stratigraphique du gisement de Vertébrés de Combératière (Lot-et-Garonne). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **270** : 2776-2779.

BRUNET (M.), 1970. — Villebramar (Lot et Garonne) : très important gisement de Vertébrés du Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **270** : 2535-2538.

BRUNET (M.), 1975. — Les grands Mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène — Oligocène en Europe. Thèse Univ. Poitiers, 4 vol.

BUTLER (P. M.), 1956. — The skull of *Ictops* and the classification of the Insectivora. *Proc. zool. Soc. London*, **126** (B) : 453-481, 8 fig.

BUTLER (H.), 1967. — The skull of Ictops and the classification of the Insectivora. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 126 (B) : 453-481.

BUTLER (P. M.) & KIELAN-JAWOROWSKA (Z.), 1973. — Is *Deltatheridium* a Marsupial ? *Nature*, **245** : 105-106, 1 fig.

CALAS (G.), 1969. — Découverte d'un Créodonte dans le Lutétien du Bassin d'Aquitaine. *C.R. somm. Soc. géol. France*, (8) : 299-300, 1 fig.

CALAS (G.), 1970. — Les Carnivores du gisement lutétien de Lissieu (Rhône). *C.R. somm. Soc. géol. France*, (6) : 226-227.

Source : MNHN, Paris

Casanovas-Cladellas (M. L.), 1975. — Estratigrafía y Paleontología del yacimiento Iudiense de Roc de Santa. Résumé de la Thèse de Doctorat-ès-Sciences, Univ. Barcelone, 18 p., 2 pl.

Cavelier (C.), 1964. — Sur le classement des « Upper Hamstead beds » de l'île de Wight (Angleterre) dans le Stampien inférieur et leur parallélisme avec le Bassin de Paris. Colloque sur le Paléogène. *Mém. B.R.G.M.*, **28** (1) : 595-590.

Cavelier (C.), 1965. — Le Sannoisien de Sannois dans le cadre du bassin de Paris et sa signification stratigraphique. *Bull. Soc. géol. Fr.* Paris, **7**, 7 (2) : 228-238.

Cavelier (C.), 1968. — L'Éocène supérieur et la base de l'Oligocène en Europe occidentale. *Mém. B.R.G.M.*, **58** : 507-527, 2 tabl.

Cavelier (C.), 1972. — L'âge priabonien supérieur de la zone à *Ericsonia subdisticha* et l'attribution des Lattorf Schichten allemands à l'Éocène supérieur. *Bull. B.R.G.M.*, **2** (1), sect. IV : 15-24.

Crow (M. C.), Chuan-Kuei (L.) & Yuping (C.), 1973. — Late Eocene mammalian faunas of Honan and Shansi with notes on some vertebrate fossils collected therefrom. *Vertebrata Palasiatica*, **2** (2) : 165-181, 3 fig., **1 pl.**, (en chinois).

Chow (M. C.), 1975. — Some Carnivores from the Eocene of China. *Vertebrata Palasiatica*, **13** (3) : 165-168, 1 fig., 1 pl., (en chinois).

Clark (J.), 1937. — The stratigraphy and paleontology of the Chadron formation in the Big Badlands of South Dakota. *Ann. Carnegie Mus.*, **25** : 261-350, 5 pl.

Clark (J.), Beerbower (J.) & Kietzke (K.), 1967. — Oligocene sedimentation, stratigraphy, paleoecology and paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. *Fieldana : Geol. Mem.*, **5** : 158 p., 54 fig.

Clemens (W. A. Jr.), 1968. — A mandible of *Didelphodon vorax* (Marsupialia, Mammalia). *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.*, **133** : 11 p., 5 fig.

Colbert (E. H.). 1933. — The skull of *Dissopsalis carnifex* Pilgrim, a Miocene Creodont from India. *Amer. Mus. Novit.*, **603** : 8 p., 4 fig.

Colbert (E. H.), 1936. — Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. not. Hist.* New York, **78** : 47-81, 19 fig.

Cope (E. D.), 1874. — Report upon vertebrate fossils discovered in New Mexico with descriptions of new species. *Ann. rep. Chief Engineers* App. FF3 : 1-18.

Cope (E. D.), 1875a. — On the supposed Carnivora of the Eocene of the Rocky Mountains. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia* : 444-448.

Cope (E. D.), 1875b. — Systematic catalogue of the Vertebrata of the Eocene of New Mexico. Annual Report for 1874, *U.S.G.G.S.W.* of 100 th Mer. : 5-37.

Cope (E. D.), 1877. — Report upon the extinct Vertebrata obtained in New Mexico by parties of the expedition of 1874. *U.S.G.G.S.W.* of 100 th Mer. : **4** (2) : 370 p., 59 pl.

Cope (E. D.), 1880. — On the genera of the Creodonta. *Proc. Amer. philos. Soc.*, **19** : 76-82.

Cope (E. D.), 1882. — Notes on Eocene Mammalia. *Amer. Natural.*, **18** : 522.

Cope (E. D.), 1884a. — The Vertebrata of the Tertiary formation of the West. 1838-1884. *Rept. U.S. Geol. Surv. Territories*, **3** : 1009 p., 75 pl., Washington.

Cope (E. D.), 1884b. — The Creodonta. *Amer. Natural.*, **18** : 255-267 ; 344-353 ; 478-485, 30 fig.

Cope (E. D.), 1885. — The White River beds of Swift Current river. *Amer. Natural.*, **163.**

Cope (E. D.), 1889. — The Vertebrata of the Swift Current River II. *Amer. Natural.*, **23** : 151-155.

Cray (P. E.), 1973. — Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Headon Beds (Upper Eocene) of Southern England. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.)*, Geol **23** (1) : 102 p., 23 fig., 6 pl.

Crochet (B.), Crouzel (F.) & Lange-Badre (B.), 1976. — Conséquences de la découverte du genre *Oxyaenoides* Matthes sur la datation du Poudingue de Palassou. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **282** : 1597-1600, 2 fig.

Crochet (J.-Y.), 1971. — Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet T & G). *C.R. Somm. Soc. Geol. France* 1972, **9** : 316-317.

Cuvier (G.), 1805. — Leçons d'Anatomie Comparée. T. III : 558 p., Genets edit., Paris.

Cuvier (G.), 1825. — Recherches sur les ossemens fossiles. 3e édit. T. III : 412 p., 80 pl.

Cuvier (G.), 1828. — Registre des Procès-Verbaux et Rapports des Séances de l'Académie royale des Sciences. IX (I) : 849 p.

Source : MNHN, Paris

CUVIER (G.), 1830. — Discours sur les révolutions de la surface du globe. Dufour édit., 6e édit. : 408 p.

CUVIER (G.), 1840. — Discours sur les révolutions de la surface du globe. E. d'Ocagne édit., 8e édit. : 355 p.

DASHZEVEG (D.), 1964. — On two Oligocene Hyaenodontidae from Ergilyin Dzo (Mongolian Peoples Republic). *Act. Palaont. Polon.*, **9** (2) : 263-274, 1 pl.

DECHASEAUX (C.), 1965. — *Cynohyaenodon* et le problème de la *pars orbitalis* de l'ethmoïde. *Ann. Pal., (Vert.)*, **51** (1) : 25-41, 10 fig.

DECHASEAUX (C.), 1968. — Les débuts de l'histoire de la fissuration du néopallium chez les Carnivores fissipèdes et chez les Artiodactyles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **266** : 2320-2323, 2 fig.

DECHASEAUX (C.), 1969a. — Grandes lignes de l'histoire de la fissuration du néopallium des Artiodactyles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **268** : 653-655, 1 fig.

DECHASEAUX (C.), 1969b. — Moulages endocrâniens d'Artiodactyles primitifs. *Ann. Pal., (Vert.)*, **55** (2) : 195-248, 21 fig.

DEEM (R.), 1935. — Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **29** : 1-86, 10 fig., 5 pl., 1 carte.

DEEM (R.) & OETTINGEN-SPIELBERG (Tzo), 1958. — Paläontologische und Geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 2- Die mitteleocänen Säugetiere von Ganda Kas bei Basal in Nordw est Pakistan. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **91** : 54 p., 3 pl.

DELMAS (J.) & DELMAS (A.), 1965. — Voies et centres nerveux. Masson édit. Paris, 232 p.

DENISON (R. H.), 1937. — Early Lower Eocene Mammals from the Wind River Basin Wyoming. *Proc. N. England zool. Club*, **16** : 11-14, 1 fig.

DENISON (R. H.), 1938. — The broad-skulled Pseudocreodi. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **37** : 163-256, 32 fig.

DEPERET (Ch.), 1917. — Monographie de la faune de Mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Ann. Univ. Lyon*, **1, 3,** (40) : 290 p., 3 fig., 25 pl.

DIETRICH (W. O.), 1930. — Raubtiere aus den Bohnerzablagerungen der Ulmer und der Eichstatter. *Abh. Neuen Jahrb. Mineralog. Geol. Paläont.* Stuttgart, **63** (B) : 451-474, 3 pl.

DOUGLAS (E.), 1901. — Fossil Mammalia of the White River beds of Montana. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, 20: 2370-278, 1 pl.

DREVERMANN (F.), 1913. — *Sinopa rapax* Leidy. *Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, **44** : 199-202, 4 fig.

DUJARDIN (F.), 1840. — Note sur une tête fossile d'*Hyaenodon* trouvée au bord du Tarn, près de Rabastans. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **10** : 134-135.

EDINGER (T.), 1929. — Die fossilen Gehirne. *Ergebn. Anat. Entwick.*, **28** : 249 p., 203 fig.

EDINGER (T.), 1937. — Paläoneurologie. *Fortschritte der Paläontologie*, **1** : 235-251, Berlin.

EDINGER (T.), 1956. — Objets et résultats de la Paléoneurologie. *Ann. Pal.* **42** : 97-116, 18 fig.

FILHOL (H.), 1873a. — Sur les Vertébrés fossiles trouvés dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bull. Soc. philom. Paris*, **10** : 85-89.

FILHOL (H.), 1873b. — Recherches sur les Mammifères fossiles des dépôts de phosphate de chaux dans les départements du Lot, Tarn, Tarn et Garonne. *Bibl. École hautes Études Paris*, **7**, article n° 2 bis : 1-31, 7 pl.

FILHOL (H.), 1874a. — Note sur la dentition de lait et la dentition permanente des *Hyaenodon*. *Mém. Sci. phys. et nat. Toulouse* : 11 p., 1 fig.

FILHOL (H.), 1874b. — Sur les Vertébrés fossiles des dépôts de phosphate de chaux du Quercy, *Bull. Soc. philom. Paris* : 16-20.

FILHOL (H.), 1876a. — Sur les Mammifères des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. philom. Paris*, **11** : 15-17.

FILHOL (H.), 1876b 1877. — Recherches sur les phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. *Ann. Sc. géol. (Paris)*, **7** (7) : 220 p., pl. 11-36 ; 1877 : art. 1, 340 p., 28 pl.

FILHOL (H.), 1876c. — Mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **62** : 288-289.

FILHOL (H.), 1880a. — Note sur des Mammifères fossiles nouveaux provenant des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. philom. Paris*, **7** 3-4 : 120-126.

FILHOL (H.), 1880b. — Mémoire relatif à quelques Mammifères fossiles provenant des dépôts de phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Sci. phys. nat. Toulouse*, **5** : 19-156.

Source : MNHN, Paris

FILHOL (H.), 1880c. — Sur la découverte de Mammifères nouveaux dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **90** : 1579-1580.

FILHOL (H.), 1881a. — Observations relatives à un nouveau gisement de Mammifères fossiles de l'Éocène supérieur découvert à Saugron (Gironde). *Bull. Soc. philom. Paris*, **5** (7) : 118-119.

FILHOL (H.), 1881b. — Note relative à la présence du genre *Oxyaena* parmi les Mammifères fossiles du Quercy. *Bull. Soc. philom. Paris*, **7** (5-6, 1880-1882) : 120-121.

FILHOL (H.), 1882a. — Mémoires sur quelques Mammifères fossiles des phosphorites du Quercy. *Ann. Soc. Sc. nat. et phys. Toulouse* : 140 p., 10 pl.

FILHOL (H.), 1882b. — Étude des Mammifères fossiles de Ronzon (Haute-Loire). *Ann. Sci. géol. (Paris)*, **12** (3) : 270 p., 25 pl.

FILHOL (H.), 1883a. — Description de la base du crâne des *Hyaenodon*. *Bull. Soc. philom. Paris*, 1882-1883, **7** (7) : 96-98.

FILHOL (H.), 1883b. — Description de la base du crâne des *Pterodon*. *Bull. Soc. philom. Paris*, 1882-1883, **7** (7) : 98-99.

FILHOL (H.), 1884. — Description de quelques Mammifères fossiles des phosphorites du Quercy. *Ann. Soc. Sci. phys. et nat. Toulouse* : 1-46.

FILHOL (H.), 1888. — Étude du squelette du *Cynohyaenodon*. *In* : Mém. publiés par *Soc. philom. Paris* à l'occasion du centenaire de sa fondation. 1788-1888, Gauthier Villars édit. : 179-192, 2 pl.

FILHOL (H.), 1892. — Note sur le *Quercytherium tenebrosum*. *Bull. Soc. philom. Paris*, **4** (5) : 30.

FILHOL (H.), 1893. — Observations concernant quelques Mammifères fossiles nouveaux du Quercy. *Ann. Sci. nat. Zoologie (Paris)*, **16** (9) : 129-150.

FISCHER (P.), 1880a. — *Apterodon gaudryi* nouveau Mammifère des Phosphorites du Quercy. *C.R. Som. Soc. Géol. France* (Paris) **9** : 34.

FISCHER (P.), 1880b. — Note sur un nouveau genre de Mammifère fossile (*Apterodon gaudryi*). *Bull. Soc. géol. France (Paris)*, **8** (3) : 288-290.

FORSTER COOPER (C.), 1926. — *Hyaenodon aimi* sp. n. from the Headon beds at Hordle. *Ann. Mag. nat. Hist. London*, **18** : 370-373, 1 fig.

FORSTER COOPER (C.), 1932. — On some Mammalian remains from the Lower Eocene of the London Clay. *Ann. Mag. nat. Hist. London*, **9** (10) : 458-467, 2 fig., 2 pl.

GABOUNIA (L.), 1966. — Sur les Mammifères oligocènes du Caucase. *Bull. Soc. géol. France*, **8** (7) : 857-869, 11 fig.

GABUNIYA (L.), 1964. — Benarskaja fauna oligotsenovykh pozvonochnykh. (Faune de Vertébrés oligocènes du Benara). *Ed. Metsniereba*, **Tbilisi.** : 266 p., 94 fig., 22 tabl., 12 pl. (résumé français : 247-250 ; en russe).

GASPARD (M.), 1964. — La région de l'angle mandibulaire chez les Canidae. *Mammalia*, **28** (2) : 249-329, 24 fig.

GASPARD (M.), 1965a. — L'os spongieux mandibulaire chez quelques Mammifères. *Bull. Group. Int. recherch. Sc. Stomat.*, **8** : 105-176, 43 fig.

GASPARD (M.), 1965b. — Disposition hélicoïde du corps mandibulaire chez les Anthropomorphes. *Actual. odontostomatol.* (**69**) : 85-108, 10 fig.

GASPARD (M.), 1971. — Anatomie comparative et fonctionnelle de la musculature masticatrice chez les Carnivores. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris*, **63** (A), Zoologie : 207 p., 55 fig.

GAUDRY (A.), 1878. — Enchaînement du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Savy édit., Paris : 283 p., 312 fig.

GAZIN (C. L.), 1946. — *Machaeroides eothen* Matthew the sabre-tooth Creodont of the Bridger Eocene. *Proc. U.S. nat. Mus.*, Washington, **96** (3202) : 335-347, 2 pl.

GAZIN (C. L.), 1952. — The Lower Eocene Knight formation of western Wyoming and its Mammalian faunas. *Smithsonian misc. Collect.*, **1175** (18), publ. 4097 : 82 p., 11 pl.

GAZIN (C. L.), 1957. — A skull of the bridger Middle Eocene Creodont : *Patriofelis ulta*. *Smithsonian misc. coll.*, **134** (8) : 1-20, 4 pl.

GAZIN (C. L.), 1962. — A further study of the Lower Eocene mammalian faunas of South Western Wyoming. *Smithsonian misc. Coll.*, **144** (1), 4474 : 98 p., 13 pl.

Source : MNHN, Paris

GAZIN (C. L.), 1976. — Mammalian faunal zones of the bridger Middle Eocene. *Smithsonian Contrib. to Paleobiology*, (**26**) : 25 p.

GERVAIS (P.), 1846. — Mémoire sur quelques Mammifères fossiles du département du Vaucluse. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **22** : 845-846.

GERVAIS (P.), 1848-1852. — Zoologie et Paléontologie française. Bertrand édit., 1re édit., Tome 1 : 271 p. ; Tome II et III Atlas.

GERVAIS (P.), 1859. — Zoologie et Paléontologie françaises. Arthus Bertrand édit., 2e édit. : 544 p., 84 pl.

GERVAIS (P.), 1867-1869. — Zoologie et Paléontologie générales. 1re série avec atlas : 263 p., 50 pl.

GERVAIS (P.), 1870. — Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles. *Nouv. Arch. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, **6** (1) : 103-162, 6 pl.

GERVAIS (P.), 1872. — Sur les Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements du Tarn-et-Garonne et du Lot. *Jour. Zool.* (Paris), **1** : 261-268.

GERVAIS (P.), 1873. — Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements du Tarn-et-Garonne et du Lot. *Jour. Zool.* (Paris), **2** : 356-380, 3 pl.

GERVAIS (P.), 1876. — Zoologie et Paléontologie générales, 2e série : 72 p, 25 pl.

GEZE (B.), 1938. — Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. géol. France* (Paris), **5** : 123-146, 4 fig.

GEZE (B.), 1949. — Les gouffres à phosphate du Quercy. Essai de paléospéléologie. *Ann. Spéléo.*, **4** (2) : 89-107, 6 fig.

GEZE (B.), 1974. — Sur le remplissage des « Poches à phosphorites » d'Aubrelong (commune de Bach, Lot). Table Ronde sur les Phosphorites du Quercy *Palaeovertebrata*, **6** (1-2) : 21-25.

GINSBURG (L.), 1967. — L'âge relatif des gisements de Mammifères de la Limagne d'Auvergne. *C.R. somm. Soc. géol. France* (Paris) (7) : 325.

GINSBURG (L.), 1969. — Une faune de Mammifères terrestres dans le Stampien marin d'Étampes (Essonne). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **268** : 1266-1268.

GINSBURG (L.), 1972a. — L'apport de la paléontologie des Vertébrés à la stratigraphie. Colloque sur les Méthodes et Tendances de la stratigraphie. *Mém. B.R.G.M.* **77** (1) : 339-344.

GINSBURG (L.), 1972b. — Les Mammifères et le problème des corrélations à distance. Colloque sur les Méthodes et Tendances de la stratigraphie. *Mém. B.R.G.M.*, **77** (1) : 389-393.

GINSBURG (L.), 1972c. — Valeur stratigraphique des Mammifères au Tertiaire. Colloque sur les Méthodes et Tendances de la stratigraphie. *Mém. B.R.G.M.*, **77** (1) : 381-387, 1 tabl.

GINSBURG (L.), MONTENAT (C.) & POMEROL (C.), 1965. — Découverte d'une faune de Mammifères terrestres dans les couches marines de l'Auversien (Bartonien inférieur) du Guépelle (Seine-et-Oise). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **260** (12) : 3445-3446.

GRANGER (W.), 1938. — A giant Oxyaenid from the Upper Eocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.* **969** : 5 p., 5 fig.

GREGORY (W. K.), 1910. — The orders of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **27** : 3-524, 32 fig.

GROMOVA (V.), 1952. — Über die primitiv Carnivoren in Altertiär der Mongolei und Kasakstans. *Akad. Sci. U.R.S.S.*, **41** : 51-77, 13 fig., 2 pl. (en russe).

GROMOVA (V.), 1960. — O novum semeystve (Tchelkariidae primitivnikh khishchnikov (Creodonte) iz Oligotsena Asii. *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R.*, **77** : 41-78, 16 fig., 4 pl.

GUTH (C.), 1964. — Sinus veineux et veines de l'arrière-crâne de quelques Carnivores fossiles. *Ann. Paléont.*, Vertébrés, **50** (1) : 33-43, 6 fig.

GUTHRIE (D. A.), 1967. — *Paeneprolimnocyon*, a new genus of Early Eocene limnocyonid (Mammalia, Creodonta). *Journ. Paléont.*, **5** : 1285-1287, 1 fig.

GUTHRIE (D. A.), 1971. — The Mammalian fauna of the Lost Cabin member Wind River Formation (Lower Eocene) of Wyoming. *Ann. Carnegie Mus.*, **43** (4) : 113 p., 22 fig.

HARTENBERGER (J. L.), 1973. — Les Rongeurs de l'Éocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. nat. Hist. nat*, 31 (132) : 49-70.

HEISSIG (K.), 1973. — Oligozäne Vertebraten aus der Spaltenfüllung Mohren 13 bei Treuchtlingen Frankischer Jura. *Mitt. Bayer. Staat. Palaeont. hist. geol.*, **13** : 117-182.

Source : MNHN, Paris

Helbing (H.), 1922. — Carnivoren des obern Stampien. *Eclog. geol. Helvet.*, **17** (3) : 384-387.

Helbing (H.), 1925. — Das Genus *Hyaenaelurus*. *Eclog. geol. Helvet.*, **19** (1) : 214-245, 12 fig., 1 pl.

Helbing (H.), 1926. — Über ein Tibiafragment (*Hyaenodon*) aus dem Oligocaen von Belfort. *Eclog geol. Helvet.*, **19** (3) : 763-768, 3 fig.

Helbing (H.), 1928. — Carnivoren des Oberen Stampien. *Abh. schweiz. pal. Ces.* **47** : 83 p., 61 fig., 4 tabl.

Hürzeler (J.), 1946. — *Gesneropithex peyeri* n. g., n. sp., ein neuer Primate aus dem Ludien von Gosgen (Solothurn). *Eclog. geol. Helvet.*, **39** (2) : 354-361, 4 fig.

Jäger (G.T.), 1853. — Ueber fossile Säugethiere aus dem Diluvium des Donauthales. *Württemberg naturw. Jahrb.*, **9** : 149, 3 pl.

Jehenne (Y.), 1965. — Étude du gisement de St-Capraise-d'Eymet en Dordogne. *Bull. Sci. Terre Univ. Poitiers*, **10** : 42 p., 4 pl.

Kampen (P. N. van), 1905. — Die tympanalgegend des säugetieschädels. *Morph. Jahrb.*, **34** : 321-722.

Kielan-Jaworowska (Z.), 1975. — Preliminary description of two new eutherian genera from the late Cretaceous of Mongolia. *Pal. polonica*, (**33**) : 5-13, 2 fig., 6 pl.

Klaauw (C. J. van der), 1931. — The auditory bulla in some fossil mammals with a general introduction to this region of the skull. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **62** : 1-352, 18 fig.

Klinghardt (F.), 1934. — Gehirnrelief und Schädelstudien über *Hyaenodon* und *Dinictis*. *Z. Säugetierfunde*, **9** : 76-86, 3 tabl.

Kovacs (I.), 1971. — A systematic description of dental roots. *In* : Dental morphology and evolution by A. A. Dahlberg : 211-256, 20 fig. Academic Press.

Kretzoi (M.), 1945. — Bemerkungen über das Raubtiersystem. *Ann. Mus. hungar.* **38** (4) : 59-83.

Laizer (L. de) & Parieu (de), 1838. — Description et détermination d'une mâchoire fossile appartenant à un Mammifère, jusqu'à présent inconnu : *Hyaenodon leptorhynchus*. *C.B. Acad. Sci. Paris*, **7** : 442.

Laizer (L. de) & Parieu (de), 1839. — Note sur une mâchoire de *Hyaenodon leptorhynchus*. *Ann. Sci. nat.* (Paris), **10** : 27-32, **1** pl.

Lantesque (L.), 1889a. — Sur le calcaire à *Paleotherium* de l'Agenais et du Périgord. *Bull. Soc. géol. France*, **17** (3) : 16-24, 3 fig.

Lantesque (L.), 1889b. — L'Agenais et le Périgord dans les époques du Miocène moyen. *Bull. Soc. géol. France*, **17** (3) : 24-37.

Lange (B.), 1967. — Créodontes des phosphorites du Quercy : *Apterodon gaudryi*. *Ann. Pal.*, Vertébrés, **53** (2) : 79-90, 5 fig.

Lange (B.), 1970. — Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge oligocène inférieur dans les phosphorites du Quercy. *C.R. somm. Soc. géol. France*, **5** : 151-152.

Lange-Badre (B.), 1972. — A propos de l'origine des *Hyaenodon* européens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **275** : 2215-2217, 2 fig.

Lange-Badre (B.), 1975. — Données récentes sur les Créodontes européens. *In* : Colloque International C.N.R.S. (218) 1973 : Évolution des Vertébrés : 675-682, 3 fig.

Laurillard (Ch.), 1845. — Hyènodon in : d'Orbigny : Dictionnaire Universel d'Histoire naturelle 1-6 : 767-769, Renard, Martinet édit., Paris.

Lavocat (R.), 1951. — Révision de la faune de Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Ed. Sciences et Avenir, Paris : 153 p., 26 pl.

Leche (W.), 1915. — Zur Frage nach der stammesg. Bedeut des Milchgebisses bei den Säugetieren. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, **38** (5) : 275-370, 126 fig.

Leidy (J.), 1869. — The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska. *Jour. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, **2** (7) : 1-472, 30 pl.

Lemoine (V.), 1891. — Étude d'ensemble sur les dents des Mammifères fossiles des environs de Reims. *Bull. Soc. géol. France*, **19** (3) : 263-290.

Lillegraven (J. A.), 1969. — Latest Cretaceous mammals of Upper part of Edmonton formation of Alberta, Canada and review of Marsupial placental dichotomy in mammalian evolution. *Univ. Kansas Paleont. Publ.*, **50** (12) : 122 p., 53 fig.

Source : MNHN, Paris

LYDEKKER (R.), 1884. — Notes on fossil Carnivora and Rodentia. *Geol. Mag.* **1**, nlle sér. : 442-445, 1 fig.

LYDEKKER (R.), 1885. — Catalogue of the fossil Mammalia of the British Museum (Natural History). I — Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora : 268 p., 33 fig., Londres.

MCKENNA (M. C.), 1960. — Fossil Mammalia from the early Wasatchian, Four Mile fauna Eocene of Northwest Colorado. *Univ. Calif. Publ. geol.*, **37** (1) : 1-130, 64 fig.

MCKENNA (M. C.), 1969. — The origin and early differenciation of Therian mammals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **167** (1) : 217-240, 4 fig.

MCKENNA (M. C.), 1972. — Was Europe connected directly to North America prior to the middle Eocene ? Th. Dobzhansky, M. Hecht & W. C. Steere edit. Evolutionary Biology, 6 : 179-188, Appleton — Century Crofts, New York.

MCKENNA (M. C.), 1975. — Fossils mammals and Early Eocene North Atlantic land continuity. *Ann. Missouri Bot. Garden*, **62** : 335-353, 2 fig.

MCKENNA (M. C.), MELLETT (J. S.) & SZALAY (F.), 1971. — Relationships of the Cretaceous mammal *Deltatheridium*. *Jour. Pal.*, **45** (3) : 441-442.

MARTIN (R.), 1906. — Revision der obereocaenen und unteroligocaenen Creodonten Europas. *Rev. suisse Zool.*, **14** (3) : 405-500, 4 pl.

MATTHES (H. W.), 1952. — Die Creodontier aus der mitteleozänes Braunkohle des Geiseltales. *Halle Jahrb. Mitt. Erdgesch.*, **1** : 201-240, 15 fig., 40 pl.

MATTHES (H. W.), 1967a. — Ein neuer Creodontier : *Prodissopsalis theriodis* Van Valen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. *Halle Jahrb. Mitt. Erdgesch.* **8** ; 7-11.

MATTRES (H. W.), 1967b. — Ein neue Creodontier — Art aus der eozänen Geiseltalfauna. *Ber. deutsch Ges. Geol. Wiss. (A Geol., Palaont)*, **12** (6) : 659-665, 2 pl., Berlin.

MATTHES (H. W.), 1967c. — Erstmaliger Nachweis eines Vertreters der Oxyaeninae Trouessart 1885 (Creodonta) in Europa. *Geol. Jahrb.*, **16** : 452-456, 4 fig.

MATTHEW (W. D.), 1901. — Additional observation on the Creodonta. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **14** (1) : 1-38, 17 fig.

MATTHEW (W. D.), 1906. — The osteology of *Sinopa*, a Creodont mammal of the middle Eocene. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **30** : 203-233, 20 fig., 1 pl.

MATTHEW (W. D.), 1909. — The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. *Mem. Amer. Mus. nat. Hist.*, **9** (VI) : 567 p., pl. 43-52, 17 fig.

MATTHEW (W. D.) & GRANGER (W.), 1915. — A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River fauna. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **34** (1) : 1-103, 87 fig.

MATTHEW (W. D.) & GRANGER (W.), 1918. — A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River fauna. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **38** : 563-657, 68 fig.

MATTHEW (W. D.) & GRANGER (W.), 1924. — New Carnivora from the Tertiary of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, **104** : 9 p., 7 fig.

MATTHEW (W. D.) & GRANGER (W.), 1925a. — New Mammals from the Shara Murun Eocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, **196** : 11 p., 10 fig.

MATTHEW (W. D.) & GRANGER (W.), 1925b. — New Mammals from the Irdin Manha Eocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, **198** : 10 p., 10 fig.

MELLET (J. S.), 1968. — The Oligocene Hsanda Gol Formation Mongolie : a revised faunal list. *Amer. Mus. Novit.* (2318) : 16 p., 4 fig.

MELLETT (J. S.), 1969a. — Carnassial rotation in a fossil Carnivora. *Amer. Midland Natural.*, **82** (1) : 287-289, 2 fig.

MELLETT (J. S.), 1969b. — A skull of *Hemipsalodon* from the Clarno formation of Oregon. *Amer. Mus. Novit.* (2387) : 19 p., 12 fig.

MELLETT (J. S.), 1977. — Paleobiology of North American Hyaenodon (Mammalia, Creodonta) *Cont. Vert. Evol.*, **1** : 133 p.

MÉSZÁROS (N.) & DUDICH (E. Jr.), 1966. — Esquisse comparative de la parallélisation stratigraphique et de l'évolution paléogéographique de l'Éocène de l'Europe Centrale et Sud-Orientale. *Acta geol. hungarica*, **10** : 203-231, 6 fig.

Source : MNHN, Paris

MEYER (H. von), 1832. — Palaeocologia zur Geschichte der Erde und ihrer Geschopfe. Schmerber edit., Frankfurt a. Main : 560 p.

NOULET (J. B.), 1866. — Note sur des dents de *Pterodon dasyuroides*, de *Choeropotamus parisiensis* et de *Dichobune leporinum*. *Mém. Acad. Sci. Toulouse*, **4** (6) : 159-164.

NOULET (J. B.), 1874. — Rapport sur un mémoire de M. H. Filhol ayant pour titre : Note sur la dentition du genre *Pterodon*. *Mém. Acad. Sci. Toulouse* : 691-693.

OSBORN (H. F.), 1909. — New Carnivorous Mammals from the Fayum Oligocene Egypt. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **26** (28) : 415-424, 9 fig.

OSBORN (H. F.) & WORTMAN (J. L.), 1892. — Fossil Mammals of the Wasatch and Wind River beds. collect. 1891. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **4** : 81-148, 18 fig., 1 pl.

OSBORN (H. F.) & WORTMAN (J. L.), 1894. — Fossil Mammals of the Lower Miocene White River beds. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **6** : 199-228.

PETERSON (O. A.), 1919. — Report upon the material discovered in the Upper Eocene of the Uinta basin by Earl Douglas in the years 1908-1909, and by O. A. Peterson in 1912. *Ann. Carnegie Mus.*, **12** : 40-168, 3 fig., 2 pl.

PETERSON (O. A.), 1932. — New species from the Oligocene of the Uinta. *Ann. Carnegie Mus.*, **21** : 61-78, 12 fig., 1 pl.

PICTET (F. J.), 1853. — Traité de Paléontologie. I (2e édit.) : 584 p. + atlas 110 pl.

PILGRIM (G. E.), 1910. — Preliminary note on a revised classification of the Tertiary fresh water deposits of India. *Rec. geol. Surv. India*, **40** : 185-204.

PILGRIM (G. E.), 1914. — Description of teeth referable to the lower Siwalik Creodont genus *Dissopsalis*. *Rec. geol. Surv. India*, **44** (4) : 265-278, 2 fig., 1 pl.

PILGRIM (G. E.), 1932. — The fossil Carnivora of India. *Pal. indica*, Calcutta, **18** : 1-232, 10 pl.

PIVETEAU (J.), 1935. — Étude sur quelques Créodontes dans les phosphorites du Quercy. *Ann. Pal.* (Paris), **24** : 73-96, 2 pl.

PIVETEAU (J.), 1961. — Carnivora. In : Traité de Paléontologie, **6** (1) : 641-820, 203 fig., Masson édit., Paris.

PIVETEAU (J.), 1962. — Encéphale de *Viverravus angustidens*, Miacidé des phosphorites du Quercy. *Ann. Pal.* (Paris), **48** : 165-175, 6 fig.

POMEL (A.), 1846. — Note sur le *Pterodon*, genre voisin des Dasyures dont plusieurs espèces ont été trouvées dans les terrains tertiaires. *Bull. Soc. géol. France*, **4** (2) : 385-393.

POMEL (A.), 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal : l'Allier. J. B. Baillière édit., Paris, 193 p.

POMEROL (Ch.), 1973. — Stratigraphie et paléogéographie. Ere cénozoïque. Doin édit., Paris : 269 p., 235 fig.

PRICHINELLO (K. A.), 1971. — Earliest Eocene mammalian fossils from the Laramie basin of Southeast Wyoming. *Contr. geol.*, **10** (2) : 73-87, 3 fig.

RANGA RAO (A.), 1973. — Notices of two new Mammals from the Upper Eocene Kalakot beds, India. Contributions to the study of Vertebrates fauna of Kalakot, India. *Spec. Paper* 2, Direct, geol., Oil 2 Nat. Gas Commission. Dehra Dun India : 6 p., 1 fig., 1 pl.

RICH (Th. H. v.), 1972. — Deltatheridia, Carnivora and Condylarthra, (Mammalia) of the Early Eocene, Paris basin, France. *Geol. Sci., Univ. California Publ.* 1971 : 72 p., 18 fig.

RICHARD (M.), 1948. — Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine, les gisements de Mammifères tertiaires. Paléogéographiques de l'Aquitaine au Tertiaire. *Mém. Soc. géol. France*, **5** (24) : 1-380.

ROBINSON (P.), 1960. — *Sinopa* from the Cuchara formation of Colorado. *Postilla* (44) : 4 p., 1 fig.

ROMER (A. S.), 1966. — Vertebrate Paleontology. Univ. Chicago Press, 3e édit : 468 p.

RUSSELL (D. E.) & MCKENNA (M. C.), 1961. — Étude de *Parozyclaenus*, Mammifère des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. géol. France*, **3** (7) : 274-282, 2 fig.

RUSSELL (D. E.) & SIGOGNEAU (D.), 1965. — Étude des moulages endocrâniens de Mammifères paléocènes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, **16**, sér. C (1) : 36 p., 3 pl.

RUSSELL (L. S.), 1938. — The skull of *Hemipsalodon grandis*, a gient Oligocene Creodont. *Trans. Roy. Soc. Canada*, 3e sér. 32, sect. II : 61-66, 5 pl.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

RÜTIMEYER (L.), 1862. — Eocäne Säugethiere aus dem Gebiet des schweizenschen Jura. *Gesell. (f.d.) Gesamm. Naturwiss.*, **19**.

RÜTIMEYER (L.), 1891. — Die Eocäne Säugethier-welt von Egerkingen. *Abh. Schweiz. pal. Ges.*, **18** : 153 p., 8 pl.

SABAN (R.), 1962. — Considérations sur quelques caractères crâniens des petits Mammifères. Coll. intern. C.N.R.S. 104 Probl. act. Paléont. : 325-329.

SAHNI (A.) & KUMAR (V.), 1974. — Paleogene paleobiogeography of the Indian subcontinent. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **15** : 209-226, 11 fig.

SAVAGE (J. G.), 1965. — Fossils Mammals of Africa : **19** : the Miocene Carnivora of East Africa. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.)*, Geol., **10** (8) : 240-316, 5 pl., London.

SAVAGE (J. G.), 1973. — *Megistotherium*, gigantic Hyaenodont from Miocene of Gebel Zelten, Liby. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.)*, **22** (7) : 483-511, 20 fig., 4 pl.

SCHLOSSER (M.), 1887. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialien, Creodonten und Carnivoren des Europaïschen Tertiärs. *Beitr. Pal. Geol. Osterr.-Ung.*, **6** : 224 p., 9 pl.

SCHLOSSER (M.), 1902. — Beitrage zur Kenntniss der Säugetierreste aus den Suddeutschen Bohnerzen. *Geol. päl. Abh.*, **5** (3) : 117-260, 5 pl.

SCHLOSSER (M.), 1910. — Ueber einige fossile säugetiere aus dem Oligecän von Ägypten. *Zool. Anz.*, **35** : 500-508.

SCHLOSSER (M.), 1911. — Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum. Ägypten. *Beitr. Pal. geol. österr.-Ung.*, **24** : 73-159.

SCOTT (W. B.), 1886. — On some new and little known Creodonts. *Jour. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, **9** (2) : 155-186, 3 pl.

SCOTT (W. B.), 1887. — Preliminary account of the fossil mammals from the White River Formation. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 13 : 151-171.

SCOTT (W. B.), 1892.— A revision of the North American Creodonta with notes on some genera which heve been refered to that group. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia* : 291-323.

SCOTT (W. B.), 1894. — The osteology of *Hyaenodon*. *Jour. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, **9** : 499-536.

SCOTT (W. B.), 1945. — The Mammalia of the Duchesne river, Oligocene. *Trans. Amer. philos. Soc.*, **3** (34) : 209-253, 8 pl.

SCOTT (W. B.) & JEPSEN (G.), 1936. — The Mammalian fauna of the White river. *Trans. Amer. philos. Soc.*, **28** (1) : 153 p., 19 pl.

SCOTT (W. B.) & OSBORN (H. F.), 1887. — Preliminary account of the fossil Mammals from the White river formations. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **13** (5) : 151-171, 2 pl.

SIMONS (E. L.) & GINGERICH (P. D.), 1974. — New Carnivorous Mammals from the Oligocene of Egypt. *Ann. geol. Surv. India*, **4** : 157-166, 2 6g.

SIMONS (E. L.) & GINGERICH (P. D.), 1976. — A new species of *Apterodon* (Mammalia, Creodonta) from the Upper Eocene Qasr El Sagha formation of Egypt. *Postilla*, **168** : 9 p., 3 fig.

SIMPSON (G. G.), 1933. — Braincasts of *Phenacodus*, *Notostylops* and *Rhyphodon*. *Amer. Mus. Novit.*, **622** : 19 p., 3 fig.

SIMPSON (G. G.), 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **33** : 350 p.

SINCLAIR (W. J.), 1924. — The faunas of the concretionary zones of the Oreodon beds, White River, Oligocene *Proc. Amer. philos. Soc.*, **43** (1) : 94-133, 10 fig., 1 pl.

SMITH (G. E.), 1902. — Descriptive and illustrated catalogue of the physiological series of comparative anatomy contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. *Physiol. Ser.*, II : 518 p., 254 fig.

SOYER (R.), 1929, — Présence des genres *Vespertilio* et *Hyaenodon* dans le calcaire de Brie. *Bull. Soc. géol. France*, **29** (4) : 423-426.

STEHLIN (H. G.), 1904. — Sur les Mammifères des sables bartoniens du Castrais. *Bull. Soc. géol. France*, (4) : 445-475, 2 pl.

STEHLIN (H. G.), 1909. — Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. France*, **9** (4) : 488-520.

Source : MNHN, Paris

STOCK (C.), 1933. — Hyaenodontidae of the Upper Eocene of California. *Proc. Acad. nat. Sci. Washington*, **19** : 434-440, 1 pl.

STROMER (E.), 1926. — Resteland — und süsswasser bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantenfeldern Deutsch Südwestafrikas. *In* : Kaiser, E : Die Diamantenwuste Südwestafrikas, Berlin, **2** : 107-153, pl. 40.

SUDRE (J.), 1969a. — Acquisitions récentes pour la faune des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur). *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.*, **4** : 125-126.

SUDRE (J.), 1969b. — Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, **2** (3) : 95-156, 21 fig.

SZALAY (F. S.), 1967. — The affinities of *Apterodon* (Mammalia, Deltatheridia, Hyaenodontidae). *Amer. Mus. Novit.* (2293) : **17 p.**

SZALAY (F. S.) & MCKENNA (M. C.), 1971. — Beginning of the age of Mammals in Asia : the Late Paleocene Gashato fauna, Mongolia. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **144** (4) : 269-317, 35 fig.

TAKAI (G.), 1952. — A summary of the mammalian faunae of Eastern Asia and the interrelationships of continents since the Mesozoic. *Japan. Jour. Geol. Geogr.*, **22** : 169-205, 3 tabl.

TEILHARD de CHARDIN (P.), 1921. — Les Mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. *Ann. Pal.* (Paris), **10-11** : 116 p. 42 fig., 8 pl.

TEILHARD de CHARDIN (P.), 1926. — Les Mammifères tertiaires de Chine et de Mongolie. *Ann. Pal.* (Paris), **15** : 1-51.

TEILHARD de CHARDIN (P.), 1927. — Les Mammifères de l'Éocène inférieur de la Belgique. *Mém. Mus. Hist. nat. Belgique* **36** : 33 p., 29 fig., 6 pl.

THORPE (M. R.), 1922. — A new genus of Oligocene Hyaenodontidae. *Amer. Jour. Sci.*, **3** (5) : 277-287, 1 pl.

TOMES (Ch.), 1906. — On the minute structure of the teeth of Creodonts, with especial reference. *Proc. zool. Soc. London*, (1) : 45-58.

TROUESSART (E. L.), 1885. — Catalogue des Mammifères vivants et fossiles (Carnivores). *Bull. Et. Sci. Angers*, suppl. 108 p.

TROUESSART (E. L.), 1897. — *Catalogus Mammalium tam vivention quam fossilium*. Berlin Friedlander (1-2) : 452 p.

VAN VALEN (L.), 1965. — Some european Proviverrini (Mammalia, Deltatheridia), *Paleontology*, **844** : 638-665.

VAN VALEN (L.), 1966. — Deltatheridia, a new order of Mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **132** (1) : 126 p., 17 fig., 8 pl.

VAN VALEN (L.), 1967a. — *Protatomus viverrinus* 1874 (Mammalia) proposed designation of a neotype. *Bull. zool. Nomencl.*, **24** : 2, 93-94.

VAN VALEN (L.), 1967b. — New Paleocene insectivores and Insectivore classification. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **135** (5) : 284 p., 7 fig.

VAN VALEN (L.), 1969a. — The multiple origins of the placentals Carnivores. *Evolution*, **23** (1) : 118-130, 11 fig.

VAN VALEN (L.), 1969b. — Evolution in dental growth and adaptation in mammalian Carnivores. *Evolution*, **23** : 96-117, 13 fig.

VAN VALEN (L.), 1971. — Adaptative zones and the orders of Mammals. *Evolution*, **25** (2) : 420-428, 1 fig.

VAN VALEN (L.), 1974. — *Deltatheridium* and Marsupials. *Nature*, **248** (5444) : 165.

VAN VALEN (L.) & MELLETT (J.), 1968. — Familial position of *Oxyaenoides* (Mammalia : Deltatheridia). *Jour. Pal.*, **42** (5) : 2 p.

WINGE (H.), 1895. — 1896. — Jordfundne og nulevende de Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes Brasilien. E. Museo lundii. Hagerups Boghandel edit. : 47-130, (résumé en français).

WORTMAN (J. L.), 1894. — Osteology of *Patriofelis*, a Middle Eocene Creodont. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **8** : 129-164, 1 pl.

WORTMAN (J. L.), 1901-1902. — Studies of Eocene mammalian in the Marsh collection Peabody Museum. *Amer. Jour. Sci.*, **11-14** (1) : 145 p.

YOUNG (C. C.), 1937. — An Early Tertiary Vertebrate fauna from Yuanchu. *Bull. geol. Soc. China*, **17** (3-4) : 413-438.

YOUNG (C. C.) & BIEN (M. N.), 1935. — Cenozoic geology of the Wenlo-Ssushui district of Central Shantung. *Bull. geol. Soc. China*, **14** (2) : 221-241.

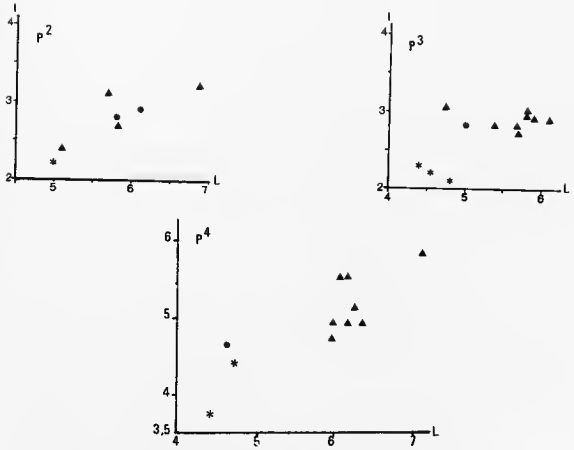
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DIAGRAMMES

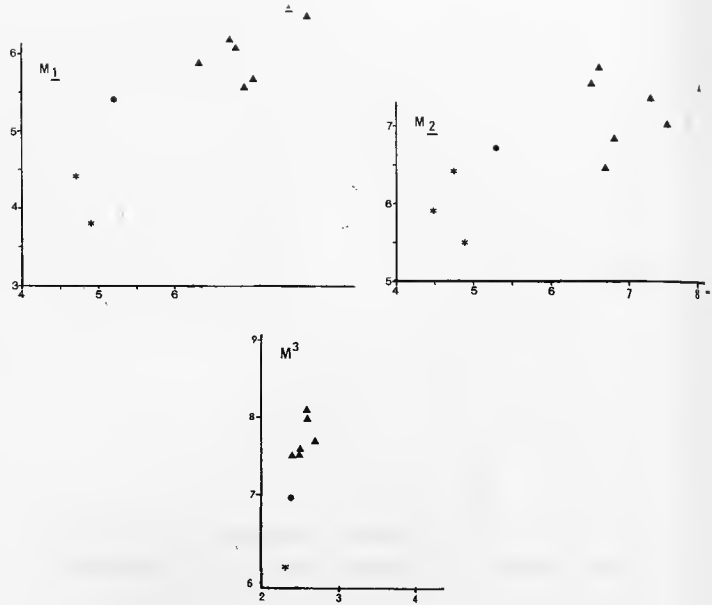
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



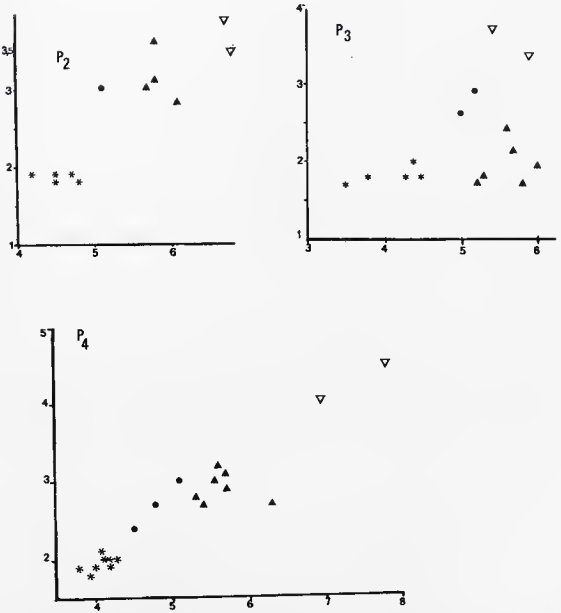
G. 1. — Graphique de dispersion des P^3, P^3 et P^4 de *Cynohyaenodon cayluxi* (▲), *Prototomus? minor* (✳) et de *P.? bulbosus* (●).

Source : MNHN, Paris



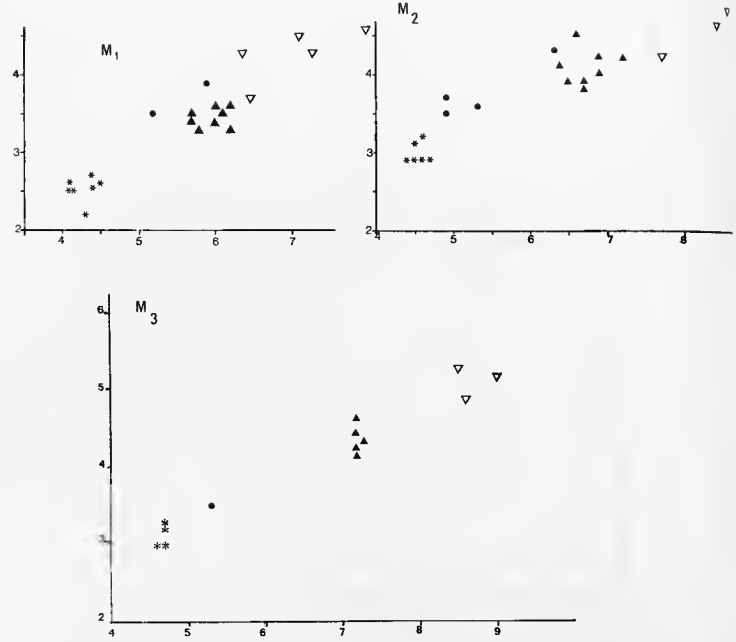
G. 2. — Graphique de dispersion des molaires supérieures de *Cynohyaenodon cayluxi* (▲), *Prototomus ? minor* (●) et de *P ? bulbosus* (✱).

Source : MNHN, Paris



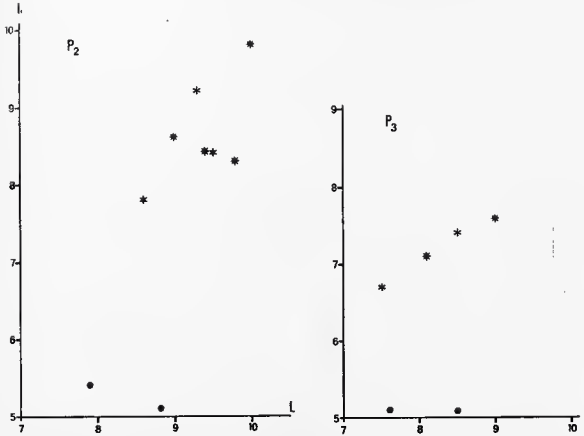
G. 3. — Graphique de dispersion des prémolaires inférieures de *Paracynohyaenodon schlosseri* (▽), *Cynohyaenodon cayluxi* (▲), *Prototomus? minor* (✳) et de *P.? bulbosus* (●).

Source : MNHN, Paris

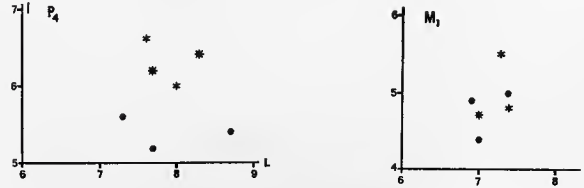


G. 4. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de *Paracynohyaenodon schlosseri* (▽), *Cynohyaenodon cayluxi* (▲), *Prototomus ? minor* (✳) et de *P. ? bulbosus* (●).

Source : MNHN, Paris

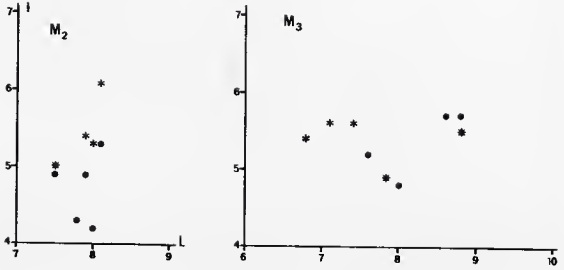


G. 5. — Graphique de dispersion des P_2 et des P_3 de *Quercytherium tenebrosum* (✱ Euzet-les-Bains, ✳ Quercy) et *Q. simplicidens* (●).



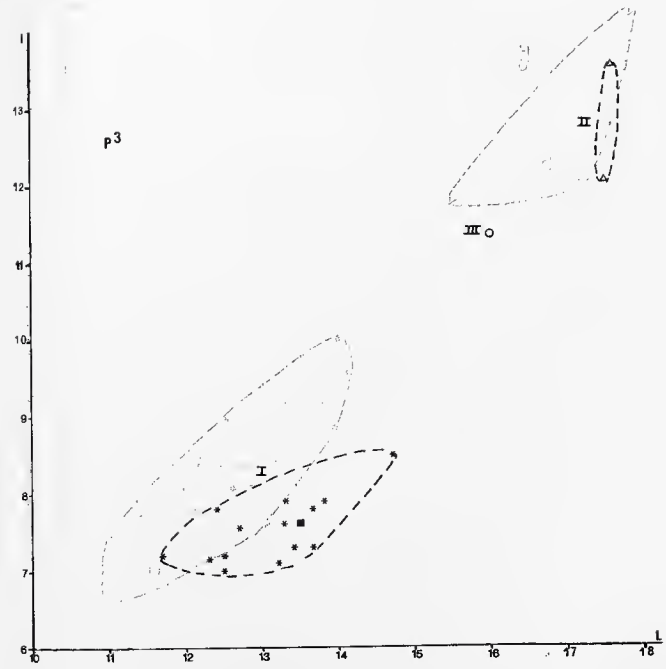
G. 6. — Graphique de dispersion des P_4 et des M_1 de *Quercytherium tenebrosum* (✱ Euzet-les-Bains, ✳ Quercy) et *Q. simplicidens* (●).

Source : MNHN, Paris



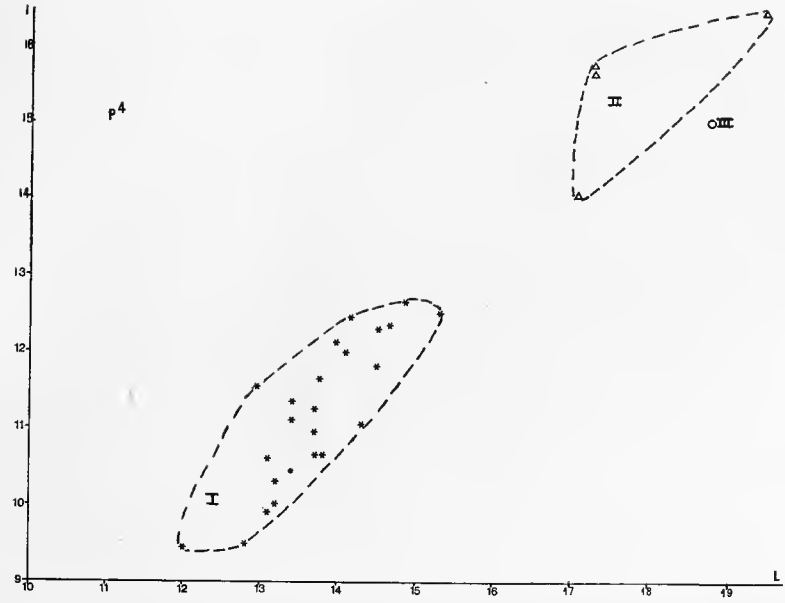
G. 7. — Graphique de dispersion des M_2 et M_3 de *Quercytherium tenebrosum* (✱ Euzet-les-Bains, ✳ Quercy) et *Q. simplicidens* (●).

Source : MNHN, Paris



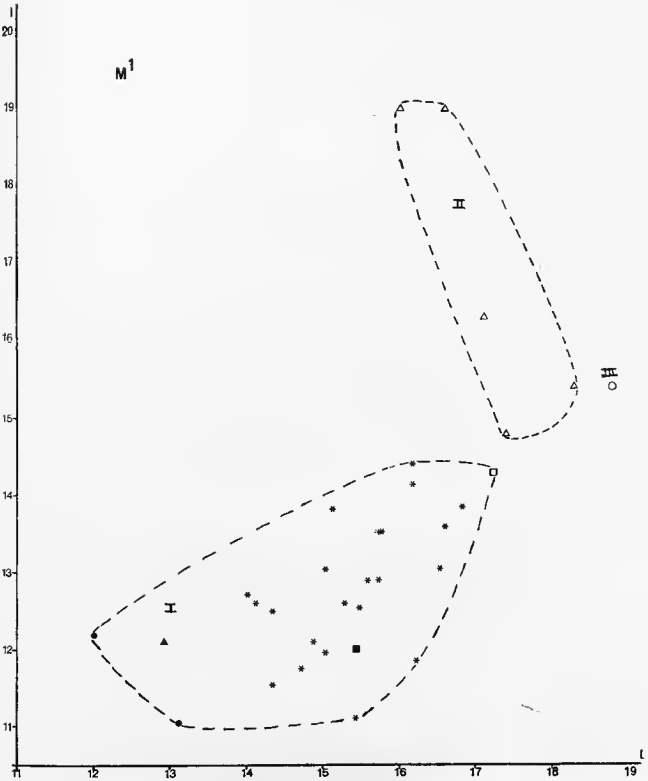
G. 8. — Graphique de dispersion des P^3 de :
I, *Pterodon dasyuroides* (✳ Quercy, ■ Montmartre) ; II, *Parozyaena gallica* ; III, *Parapterodon lostangensis*

Source : MNHN, Paris



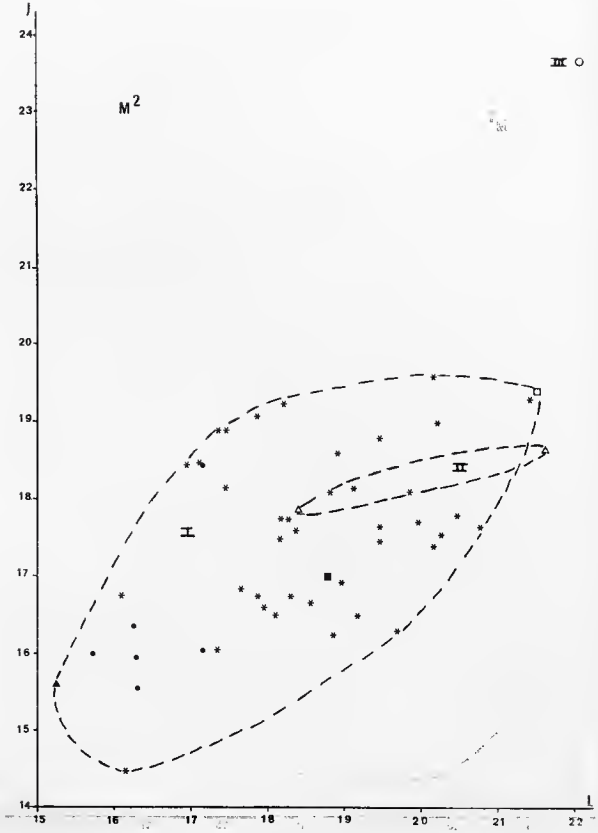
G. 9. — Graphique de dispersion des P⁴ de : I, *Pterodon dasyuroides* (✱ Quercy, ● Débruge) ; II, *Parozyaena gallica* ; III, *Parapterodon ilostangensis*.

Source : MNHN, Paris



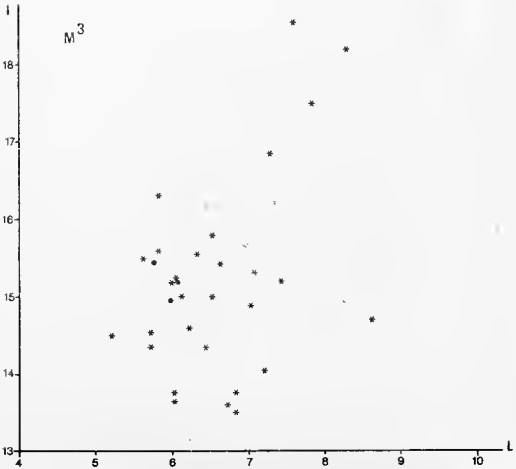
G. 10. — Graphique de dispersion des M^1 de :
I, *Pterodon dasyuroides* (✱, Quercy, ■ Montmartre, ● Débruge, ▲ *P. biincisivus*) ;
II, *Paroxyaena galliae* ; III, *Parapterodon lostangensis*.

Source : MNHN, Paris



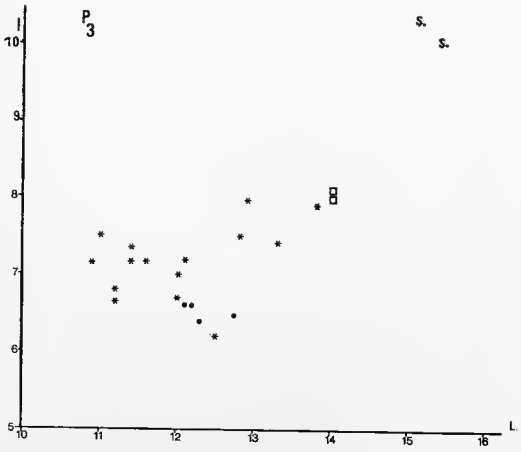
G. 11. — Graphique de dispersion des M^2 de :
I, *Pterodon dasyuroides* (✳ Querey, ■ Montmartre, • Débruge, ▲ *P. blincisivus*) ;
II, *Paroxyaena galliae* ; III, *Parapterodon lostangensis*.

Source : MNHN, Paris



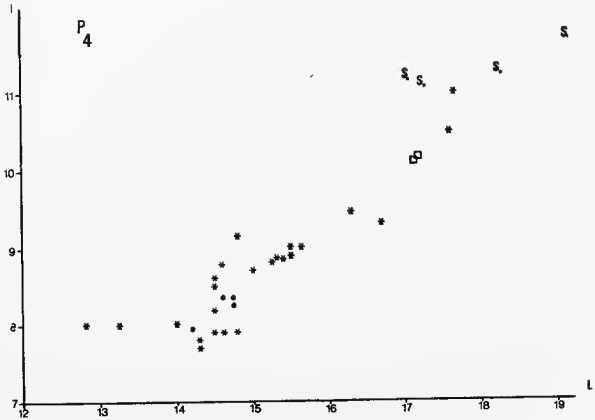
G. 12. — Graphique de dispersion des M^3 de *Pterodon dasyuroides* (✳ Quercy, • Débruge).

Source : MNHN, Paris



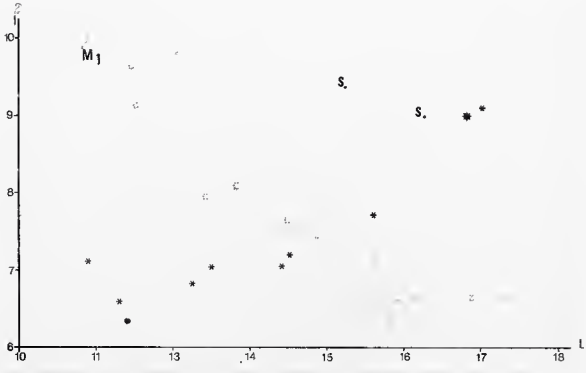
G. 13. — Graphique de dispersion des P_3 de :
Pterodon dasyuroides (• Débruge, ✳ Quercy, □ St-Capraise) et de *Schizophagus dilatatus* (s).

Source : MNHN, Paris



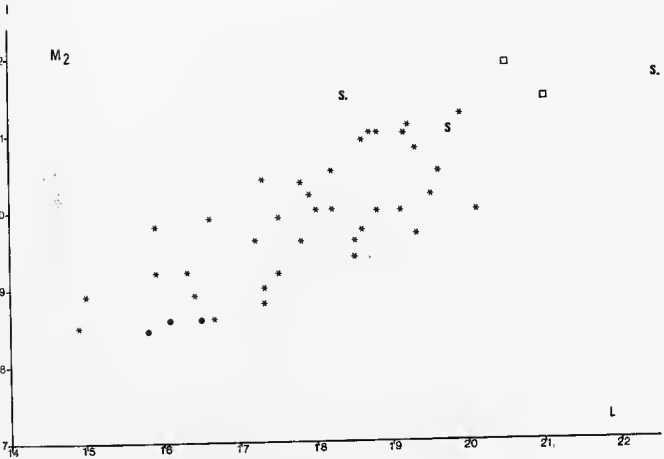
G. 14. — Graphique de dispersion des P_4 de :
Pterodon dasyuroides (• Débruge, ✳ Querey, □ St-Capraise) et de *Schizophagus dilatatus* (s).

Source : MNHN, Paris



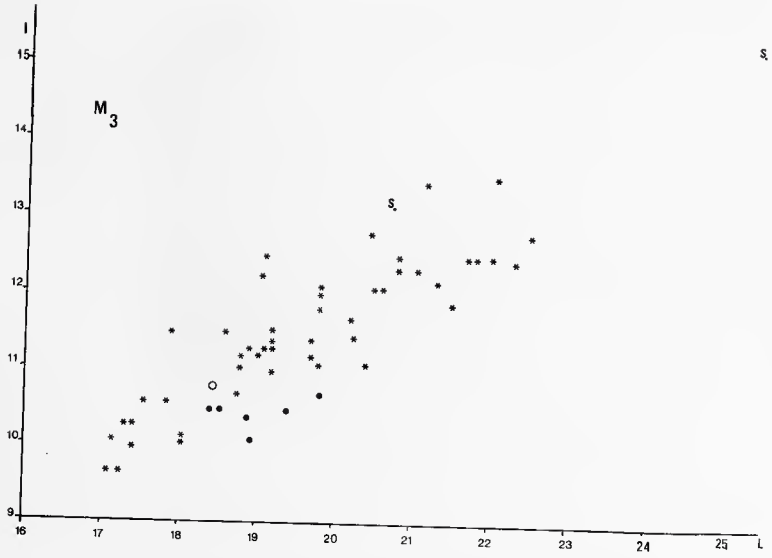
G. 15. — Graphique de dispersion des M_1 de :
Pterodon dasyuroides (✳ Querecy, ✱ Frohnstetten, ● Débruge) et de *Schizophagus dilatatus* (s).

Source : MNHN, Paris



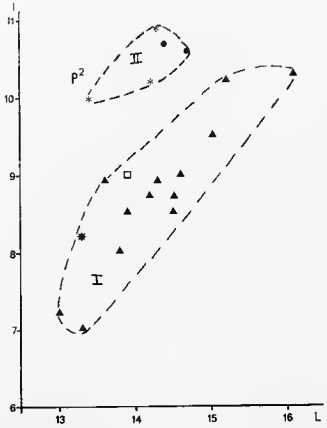
G. 16. — Graphique de dispersion des M_2 de :
Pterodon dasyuroides (● Débruge, ✳ Querey, □ St-Capraise) et de *Schizophagus dilatatus* (s).

Source : MNHN, Paris



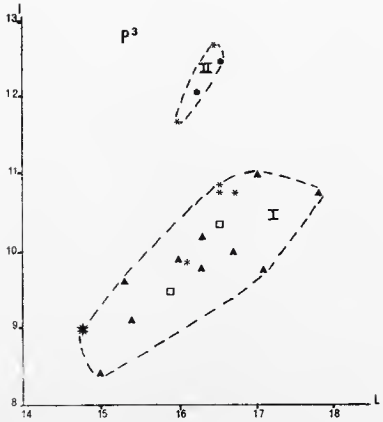
G. 17. — Graphique de dispersion des M_3 de :
Pterodon dasyuroides (● Débruge, ✳ Quercy, O Les Ondes, □ St-Capraise) et de *Schizophagus dilatatus* (s).

Source : MNHN, Paris



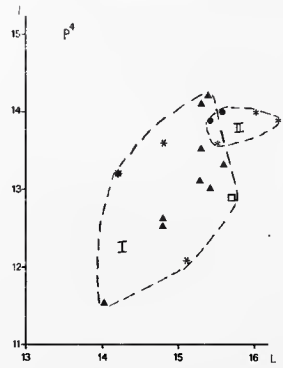
G. 18. — Graphique de dispersion des P^2 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, □ Perrière, ✳ Quercy, ● St-Henri.

Source : MNHN, Paris

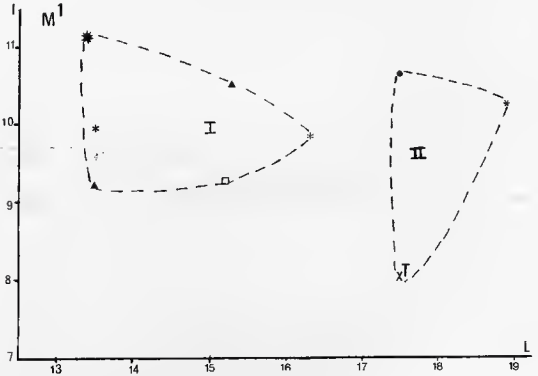


G. 19. — Graphique de dispersion des P^3 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, □ Perrière, ✳ Quercy, ● St-Henri.

Source : MNHN, Paris

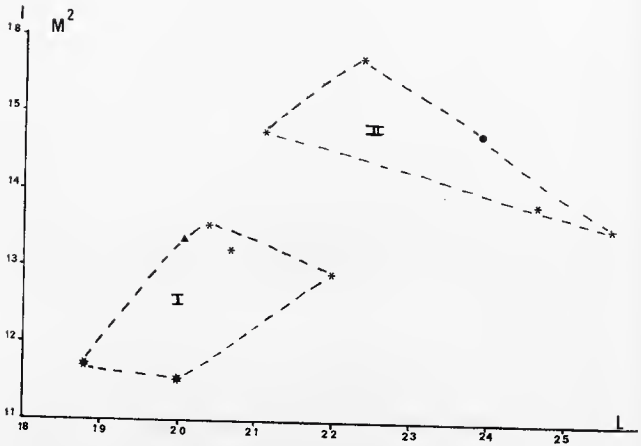


G. 20. — Graphique de dispersion des P^4 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, □ Perrière, ✳ Querecy, ● St-Henri.



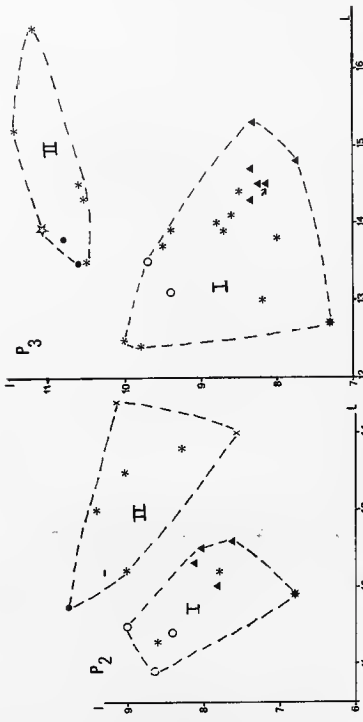
G. 21. — Graphique de dispersion des M^1 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, □ Perrière, ✳ Querecy, ● St-Henri, T, Tatal Gol.

Source : MNHN, Paris



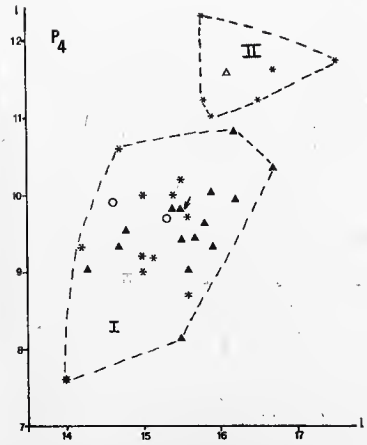
G. 22. — Graphique de dispersion des M^2 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, ✳ Quercy, ● St-Henri.

Source : MNHN, Paris



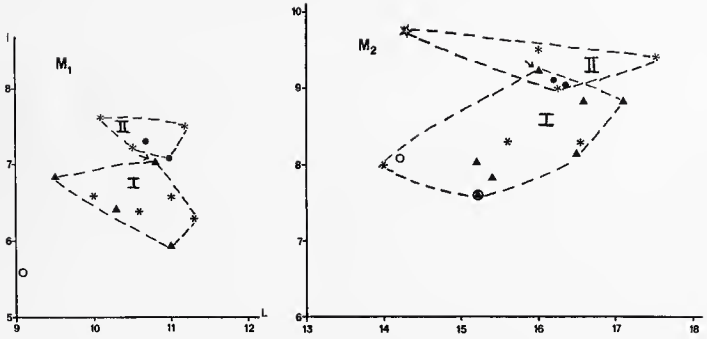
C. 23. — Graphique de dispersion des P_2 et des P_3 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons ½, ▲ Euzet-les-Bains, O Débruge, ✱ Quercy, — Rosières, ☆ St-Capraise, ● St-Henri. ↖ Typc.

Source : MNHN, Paris



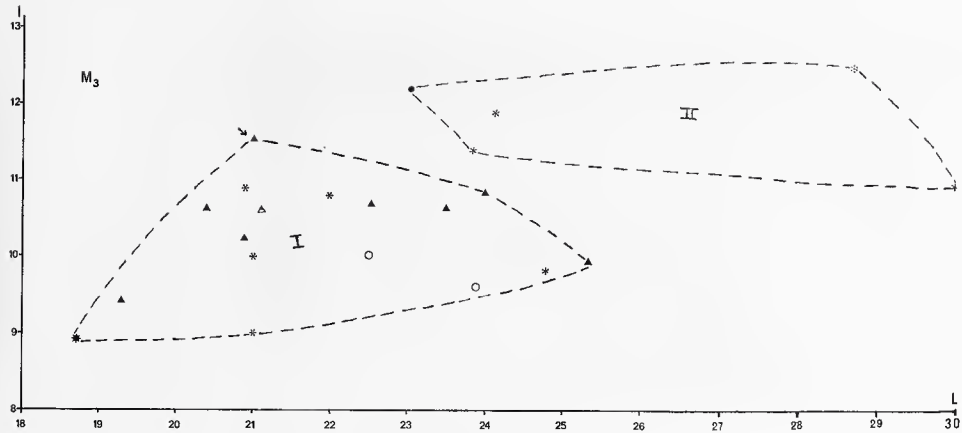
G. 24. — Graphique de dispersion des P_4 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II). ✱ Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, O Debruge, △ St-Capraise, ✱ Querey. ✕ Type.

Source : MNHN, Paris



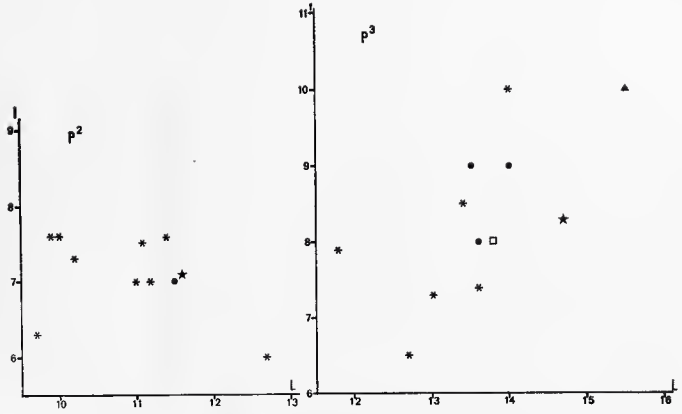
G. 25. — Graphique de dispersion des M_1 et des M_2 de :
Hyaenodon requieni (I) et de *H. gervaisi* (II), ▲ Euzet-les-Bains, O Débruge, ☆ St-Capraise, ✳ Quercy, • St-Henri, ↘ Type.

Source : MNHN, Paris



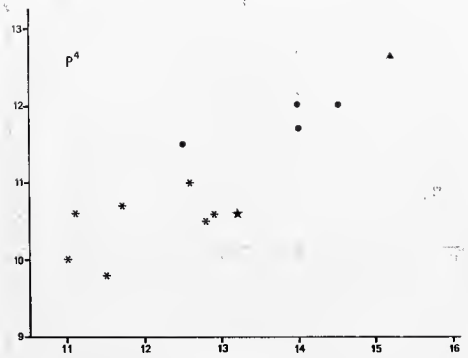
G. 26. — Graphique de dispersion des M_3 de :
Hyaenodon requieni (I) et *H. gervaisi* (II). ▲ Euzet-les-Bains, O Débruge, △ Weissenburg 9, ✳ Quercy, • St-Henri, ↘ Type.

Source : MNHN, Paris



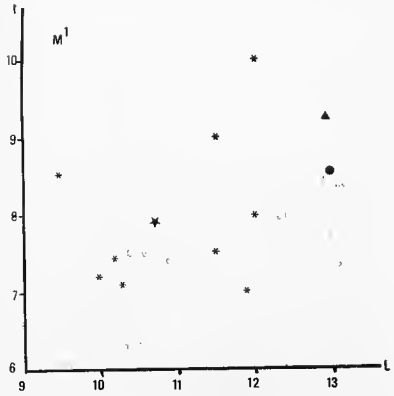
G. 27. — Graphique de dispersion des P^2 et des P^3 de :
Hyaenodon brachyrhynchus. ▲ Euzet-les-Bains, ● Débruge, ★ Upper Headon Beds, □ Ste-Néboule, ✳ Quercy.

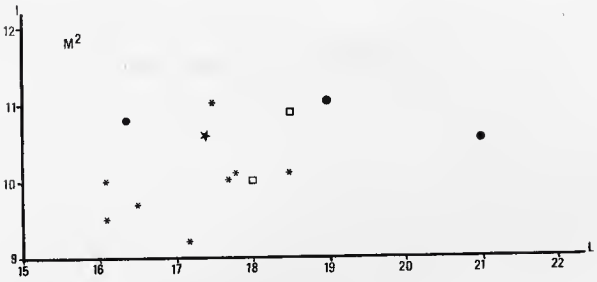
Source : MNHN, Paris



G. 28. — Graphique de dispersion des P^4 de :
Hyaenodon brachyrhynchus. ▲ Euzet-les-Bains, ● Débruge, ★ Upper Headon Beds, ✳ Quercy.

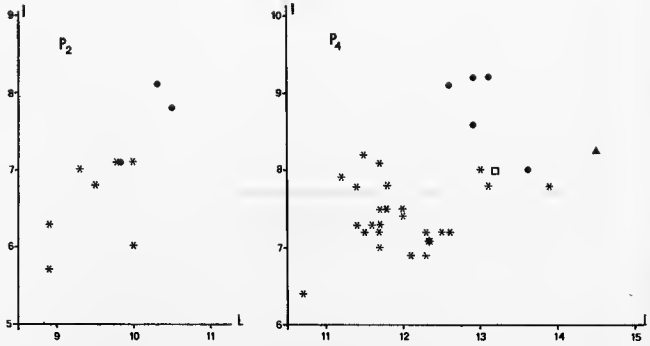
Source : MNHN, Paris





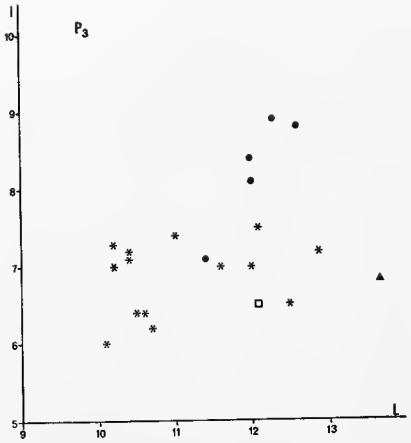
G. 29. — Graphique de dispersion des molaires supérieures de : *Hyaenodon brachyrhynchus*. ▲ Euzet-les-Bains, ● Débruge, ★ Upper Headon Beds, □ Ste-Néboule, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



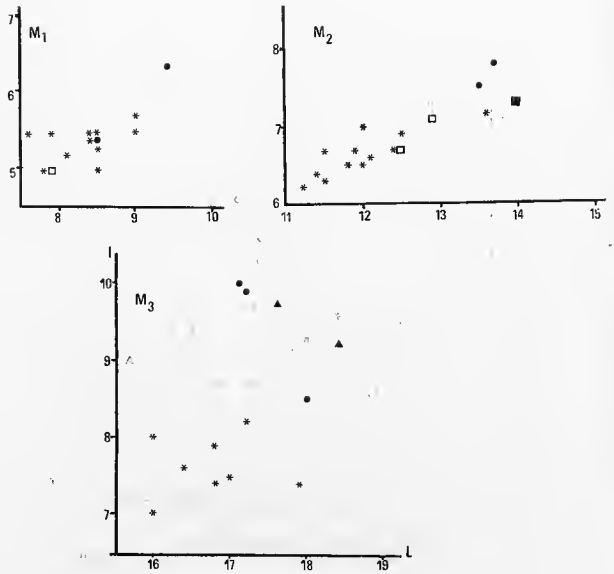
G. 30. — Graphique de dispersion des P_2 et des P_4 de :
Hyaenodon brachyrhynchus. ▲ Euzet-les-Bains, ✱ Perrière, ● Débruge, □ Ste-Néboule, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



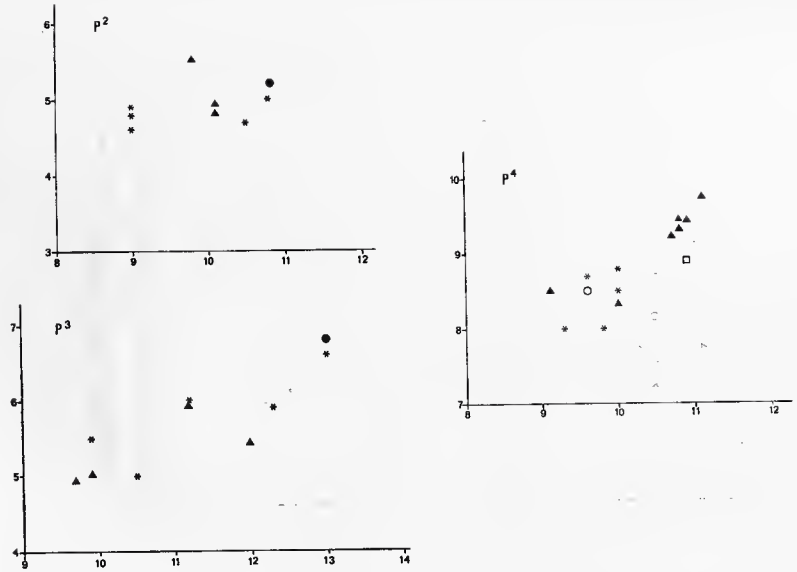
G. 31. — Graphique de dispersion des P_3 de :
Hyaenodon brachyrhynchus. ▲ Euzet-les-Bains, • Débruge, □ Ste-Néboule, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



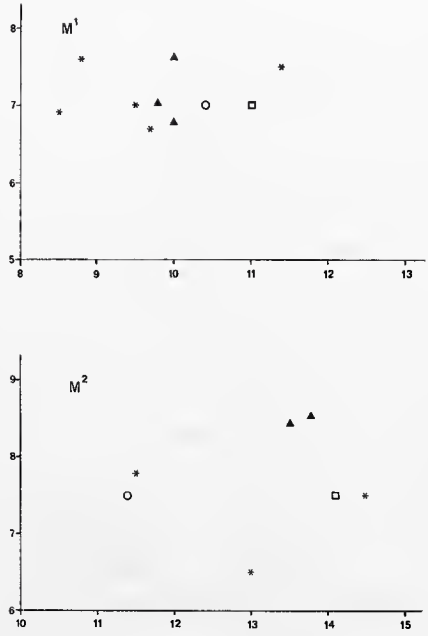
G. 32. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de : *Hyaenodon brachyrhynchus.* ▲ Euzet-les-Bains, ● Débruge, □ Ste-Néboule, ✳ Quercy,

Source : MNHN, Paris



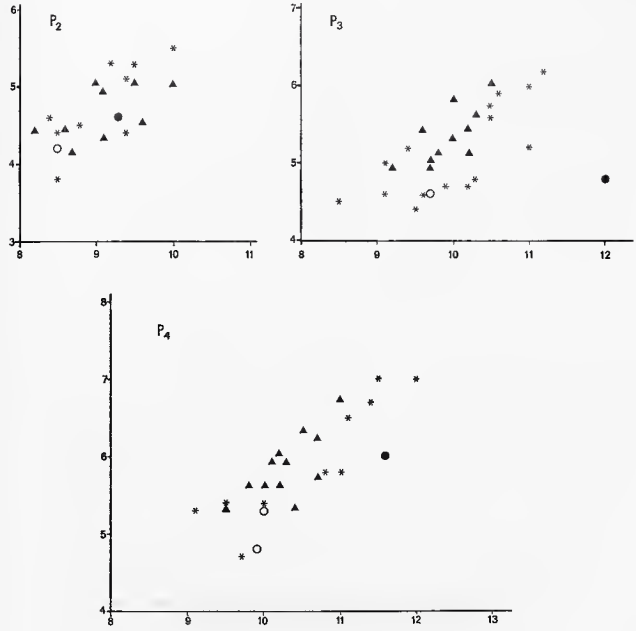
G. 33. — Graphique de dispersion des prémolaires supérieures de *Hyaenodon minor*.
○ Fons 4, ▲ Euzet-les-Rains, □ Roc de Santa, • Hordle, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



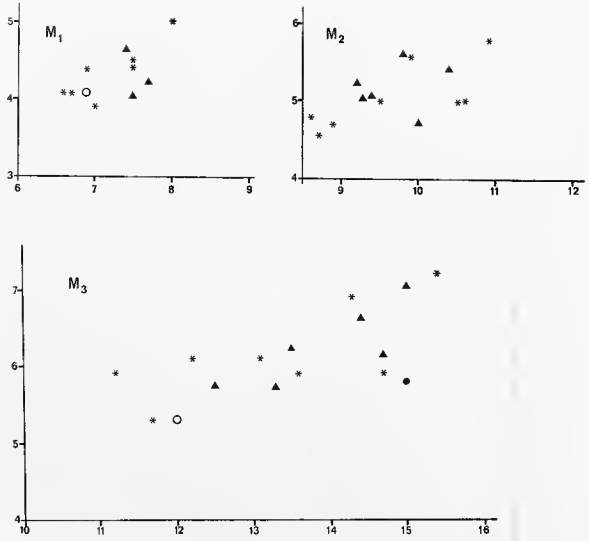
G. 34. — Graphique de dispersion des molaires supérieures de *Hyaenodon minor*. O Fons 4, ▲ Euzet-les-Bains, □ Roc de Santa, ✱ Quercy.

Source : MNHN, Paris



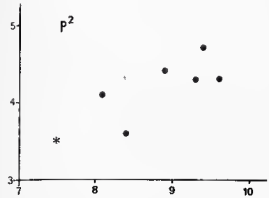
G. 35. — Graphique de dispersion des prémolaires inférieures de *Hyaenodon minor*.
▲ Euzet-les-Bains, O Perrière, • Headon Beds, ✳ Quercy.

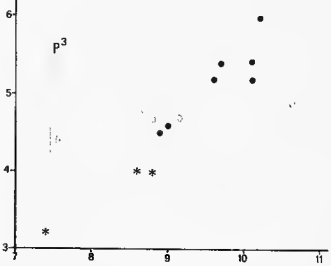
Source : MNHN, Paris

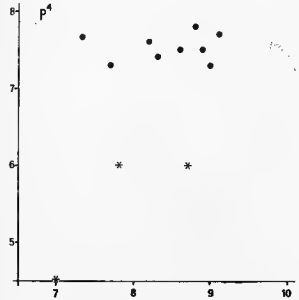


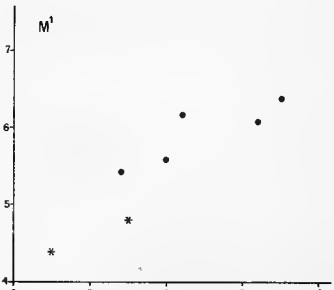
G. 36. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de *Hyaenodon minor*.
▲ Euzet-les-Bains, O Perrière, ● Headon Beds, ✳ Quercy.

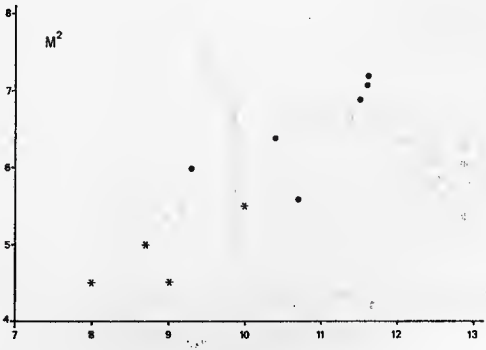
Source : MNHN, Paris





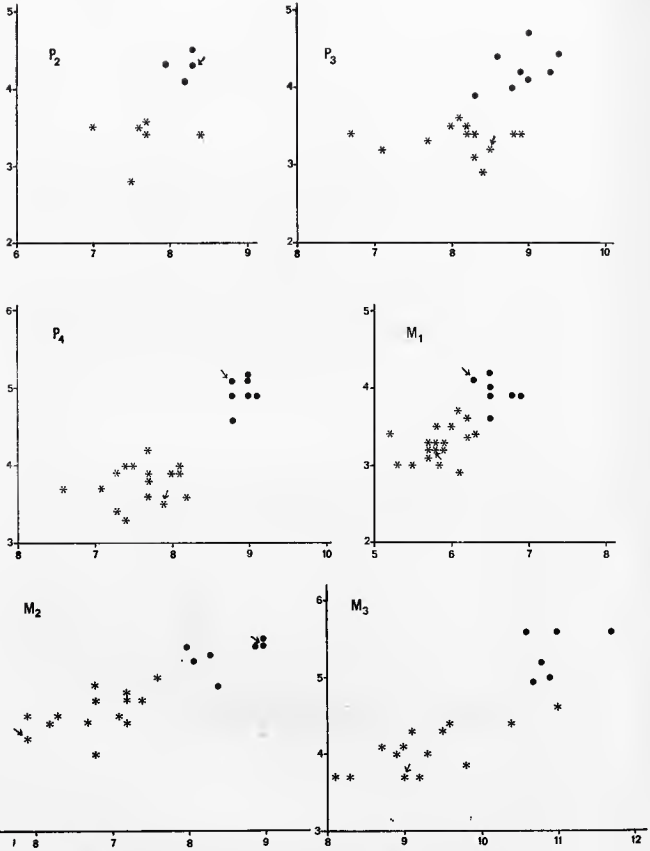






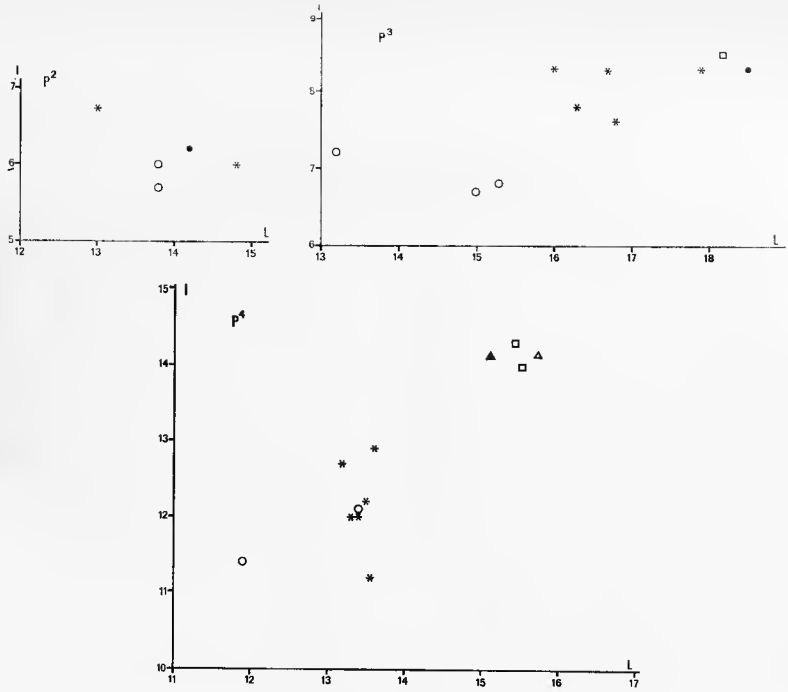
G. 37. — Graphique de dispersion des dents jugales supérieures de : *Hyaenodon rossignoli* (●) et de *H. filholi* (✳).

Source : MNHN, Paris



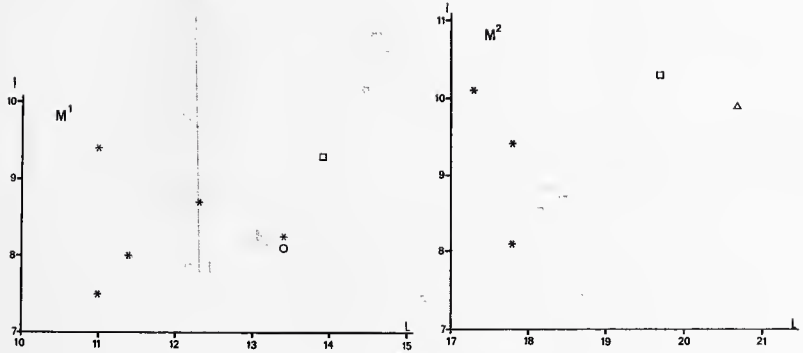
G. 38. — Graphique de dispersion des dents jugales inférieures de : *Hyaenodon rossignoli* (●) et de *H. filholi* (✱). ↘ Type.

Source : MNHN, Paris



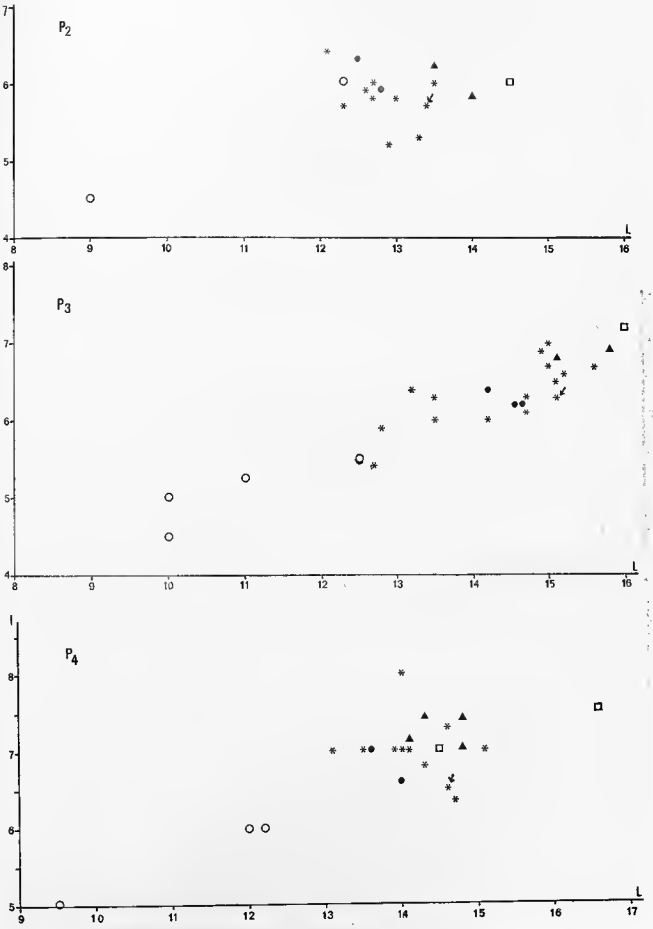
G. 39. — Graphique de dispersion des P^2, P^3 et P^4 de *Hyaenodon dubius*.
● Aubrelong 1, ○ Ronzon, △ Mas-de-Got, ▲ Montalban, □ Itardies, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



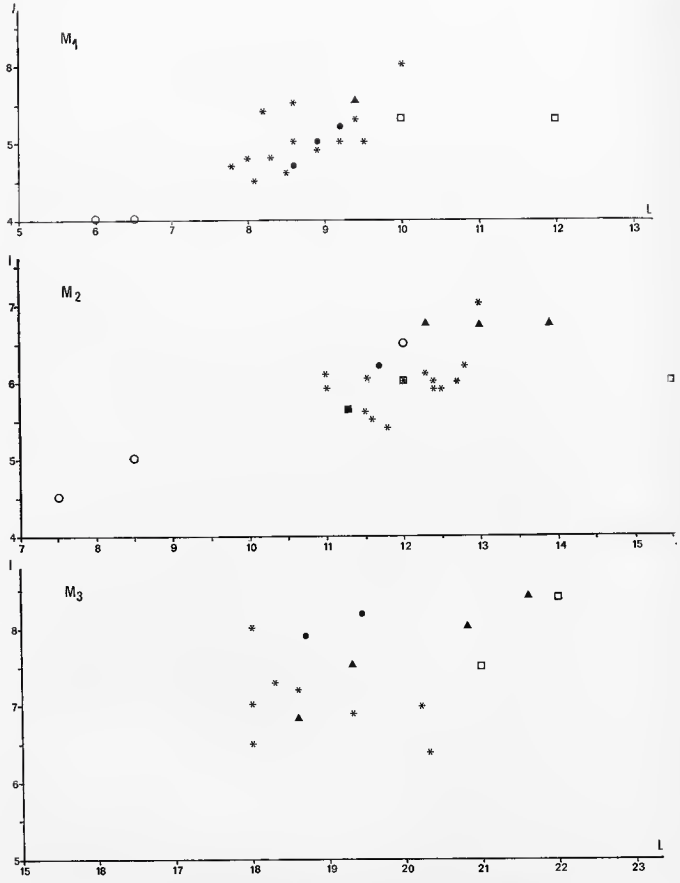
G. 40 — Graphique de dispersion des molaires supérieures de *Hyaenodon dubius*
O Ronzon, Δ Mas-de-Got, □ Itardies, ✳ Quercy.

Source : MNHN, Paris



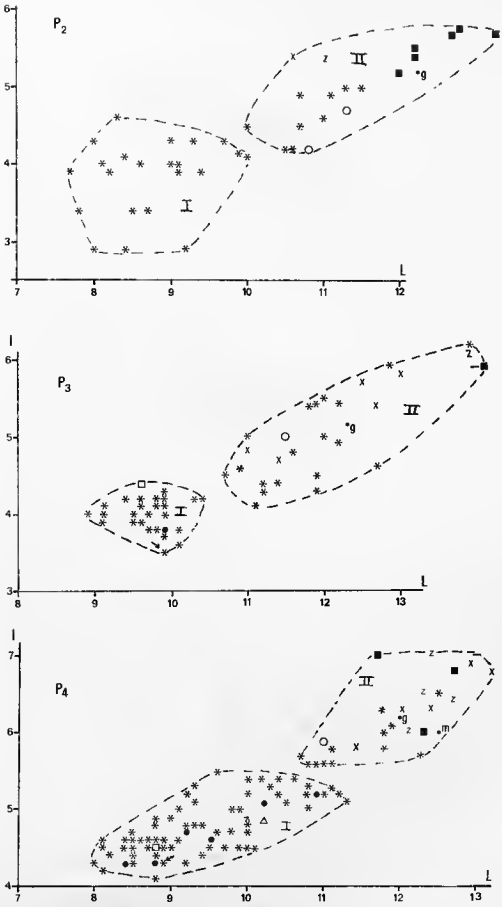
G. 41. — Graphique de dispersion des P_2, P_3 et P_4 de *Hyaenodon dubius*.
● Aubrelong 1, ▲ Ronzon, □ Villebramar, ✳ Quercy, O Mongolie, ↓, Type.

Source : MNHN, Paris



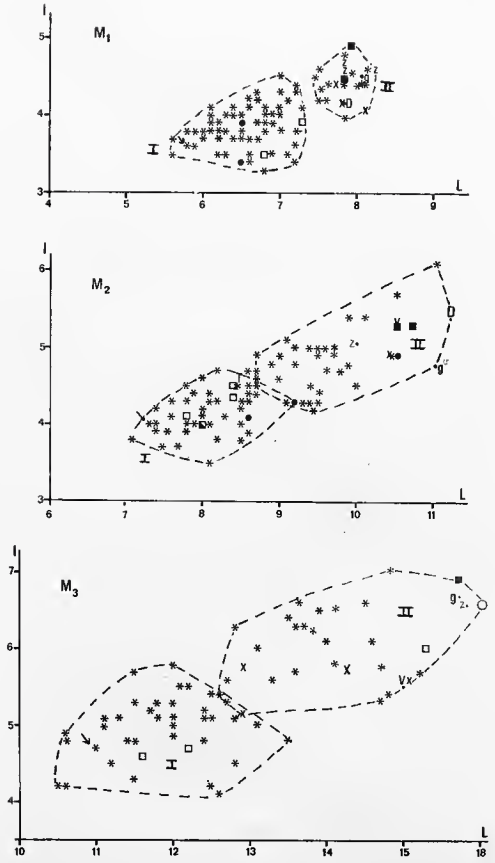
G. 42. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de *Hyaenodon dubius*.
● Aubrelong 1, ▲ Ronzon, □ Villebramar, ✳ Quercy, ○ Mongolie.

Source : MNHN, Paris



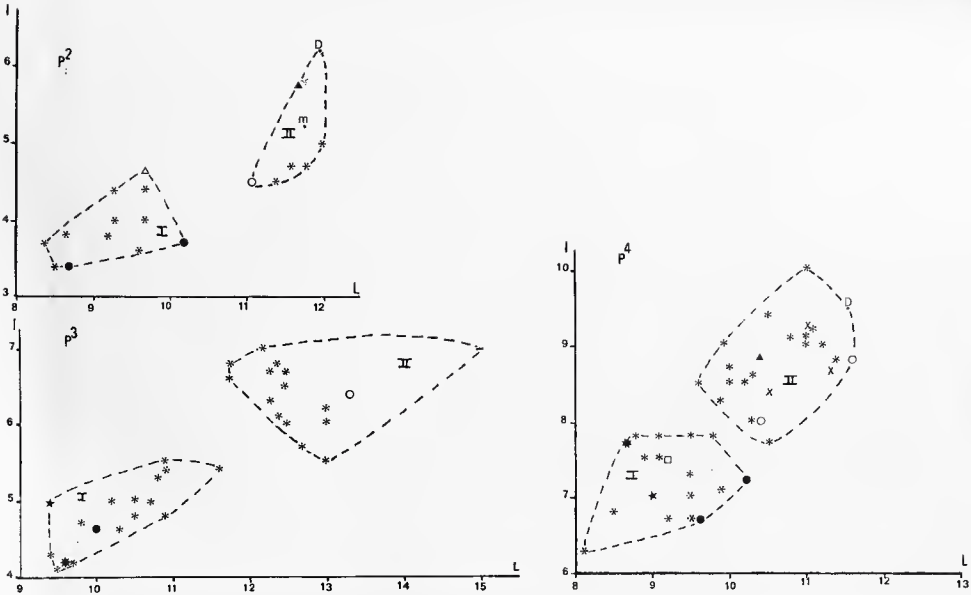
G. 43. — Graphique de dispersion des P_2, P_3 et P_4 de *Hyaenodon exiguus* (I) et de *H. leptorhynchus* (II). v Villebramar, x Möhren 13, △ La Plante, m St-Martin de Castelvi, □ Rigal-Jouët, ● Pech-Desse, O Pech-du-Fraysse, ■ Cournon, g Gunzenheim, — La Milloque, z *H. aff. leptorhynchus*, ✳ Querey, ↘ Type de *H. compressus* Filhol.

Source : MNHN, Paris



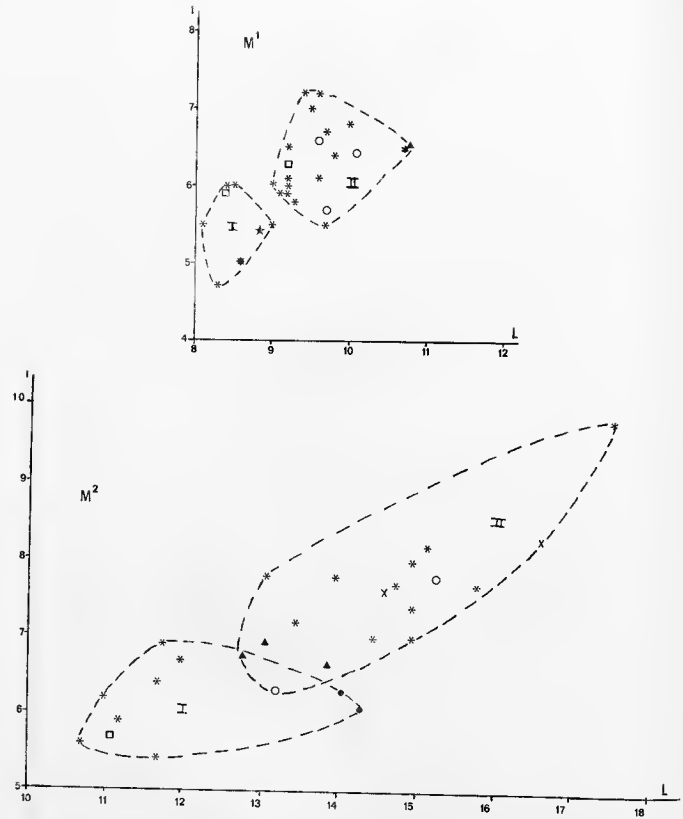
G. 44. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de *H. exiguus* (I) et de *H. leptorhynchus* (II). x Möhren 13, V Villebramar, □ Rigal-Jouët, • Pech-Desse, O Pech-du-Fraysse, ◪ La Combératière, ■ Cournon, ✳ Quercy, D Dieupentale, g Gunzenhelm z *H. aff. leptorhynchus*, ↘ Type de *H. compressus* Filhol. T. Type de *H. exiguus*.

Source : MNHN, Paris



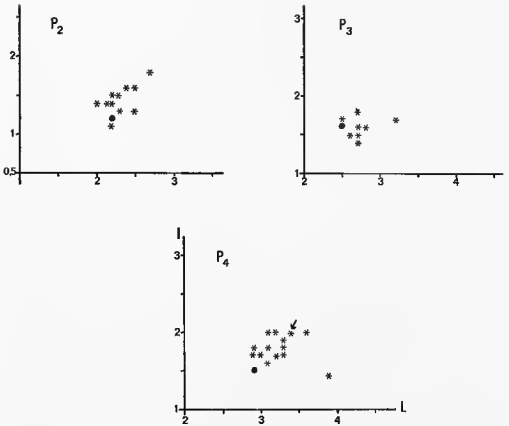
G. 45. — Graphique de dispersion des prémolaires supérieures de *Hyaenodon exiguus* (I) et de *H. leptorhynchus* (II). × Möhren 13, △ La Plante, ▲ Mas-de-Got, ★ Étampes, □ Rigal-Jouët, ✱ Antoingt, ● Pech-Desse, ○ Pech-du-Fraysse, ✳ Quercy, m La Milloque, D Dieupentale.

Source : MNHN, Paris

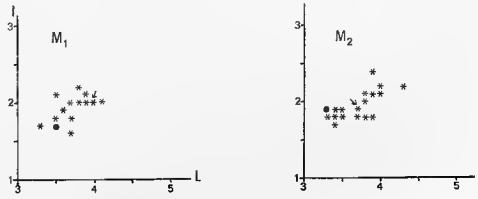


G. 46. — Graphique de dispersion des molaires supérieures de *Hyaenodon exiguus* (I) et de *H. leptorhynchus* (II). x Möhren 13, ▲ Mas-de-Got, ★ Étampes, ✱ Antoingt, □ Rigal-Jouët, ● Pech-Desse, O Pech-du-Fraysse, ✱ Quercy.

Source : MNHN, Paris



G. 47. — Graphique de dispersion des P_2, P_3 et P_4 de *Thereutherium thylacodes*. ✳ Quercy, • Itardios. ↘ Type.



G. 48. — Graphique de dispersion des M_1 et des M_2 de *Thereutherium thylacodes*. ✳ Quercy, • Itardios. ↘ Type.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE
9 564 011 6

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Cynohyaenodon cayluxi Filhol.

1. — Crâne (Qu 8562). Face dorsale. Gr. nat.
2. — Mandibule (coll. J. Piveteau). Face latérale (*a*), face linguale (*b*). × 1,5.
3. — Vue stéréoscopique de la face occlusale des rangées dentaires inférieures de *C. cayluxi* (*a*) et de *C. ruetimeyeri* (*b*). × 1,5.

Source : MNHN, Paris

1

2a

2b

3a

3b

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Cynohyaenodon cayluxi Filhol.

1. — Vue stéréoscopique de la voûte palatine (coll. J. Piveteau). × 2.
2. — Vue stéréoscopique du maxillaire supérieur (coll. J. Piveteau) portant P^2, P^4, M^1, M^2, M^3. × 2.
3. — Vue stéréoscopique ventrale de l'arrière-crâne (Qu 8562). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

LABO. DE GÉOL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Cynohyaenodon cayluxi Filhol.

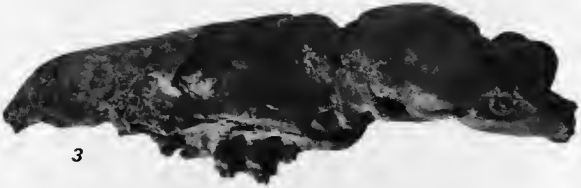
Crâne et moulage endocrânien (coll. J. Piveteau). × 1,5.

1. — Face dorsale.
2. — Face ventrale.
3. — Face latérale gauche.

Source : MNHN, Paris

1

2



3

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Prototomus ? minor (Filhol).

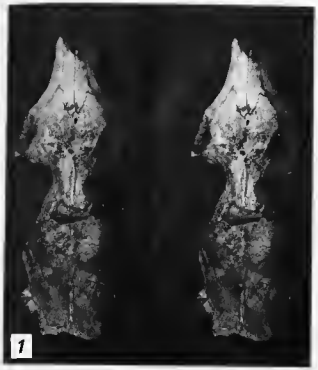
Crâne (Mo 14). Gr. nat.

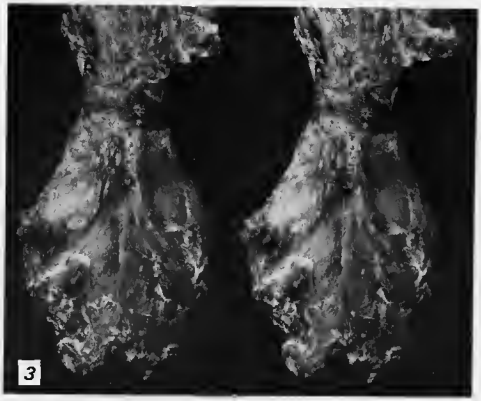
1. — Vue stéréoscopique de la face dorsale.
2. — Vue stéréoscopique de la face ventrale.

Arrière-crâne (7220). (Coll. Départ. Sc. Terre, Lyon). × 2.

3. — Vue stéréoscopique.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Prototomus ? minor (Filhol).

1. — Mandibule type (Qu 8570) portant P_2, P_4, M_1 et M_2. Face latérale (*a*); face linguale (*b*). × 2.
2. — Mandibule (Qu 8571), portant C, P_1, P_2, P_3, M_1, M_2, M_3. Face latérale (*a*); face linguale (*b*). × 2.
3. — Vues stéréoscopiques de la face occlusale des rangées dentaires des mandibules Qu 8570 (*a*) et Qu 8571 (*b*). × 2.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

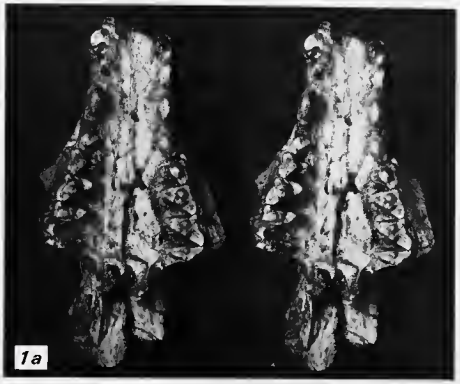
PLANCHE VI

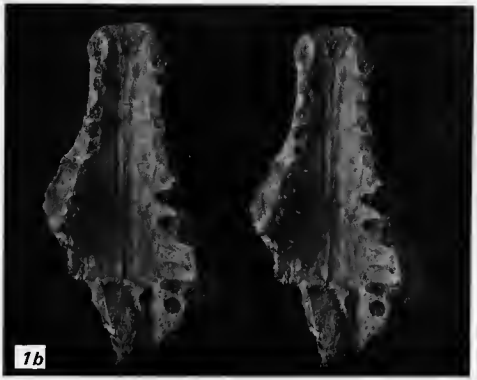
Prototomus ? bulbosus sp. nov. et *Proviverra typica*. Rütimeyer.

1*a*. — Vue stéréoscopique de la voûte palatine de *P. ? bulbosus* (Qu 8595). × 2.

1*b*. — Vue stéréoscopique de la voûte palatine du type de *Pr. typica* (Muséum d'Histoire naturelle, Bâle). × 2.

Source : MNHN, Paris





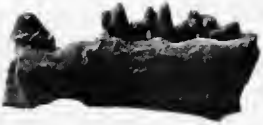
Source : MNHN, Paris

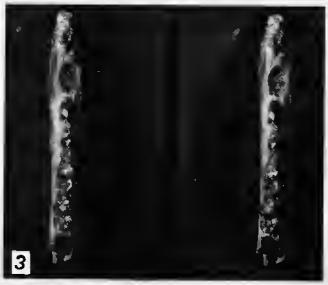
PLANCHE VII

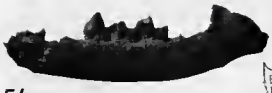
Prototomus ? bulbosus sp. nov. et *P. ?* cf. *minor* (Filhol).

1. — Vue stéréoscopique de la face occlusale de P_1, P_2, P_3, P_4, M_1 de *P. ? bulbosus* (Qu 8563). × 1,5.
2. — Fragment de mandibule portant P_3, M_1, M_2, M_3 et attribué à *P. typica*. Face latérale (*a*), face linguale (*b*) (Muséum d'Histoire naturelle, Bâle). × 2 env.
3. — Vue stéréoscopique de la face occlusale de P_3, P_4, M_2 de *P. ? bulbosus* (coll. Lab. Paléont. Vert. Paléont. hum., Univ. P. et M. Curie). × 1,5.
4. — Vue stéréoscopique de la face occlusale de la mandibule type de *P. ?* cf. *minor* (U.M. 1764). × 2.
5. — Mandibule type de *P. ?* cf. *minor*. Face latérale (*a*), face linguale (*b*). × 2.

Source : MNHN, Paris







BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

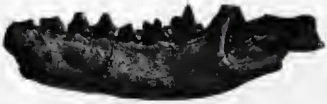
Paracynohyaenodon schlosseri Martin.

1. — Mandibule portant la série jugale complète (Pq 60). Face latérale (*a*), face linguale (*b*). Gr. nat.
2. — Fragment de mandibule (Qu 8559) portant P_4 et M_1. Face linguale (*a*), face latérale (*b*). Gr. nat.
3. — Fragment de mandibule (PLV 117) portant P_3, P_4, M_1, M_2. Face latérale (*a*), face linguale (*b*). Gr. nat.

Quercytherium simplicidens Lange-Badré et *Quercytherium tenebrosum* Filhol.

4. — Vues stéréoscopiques de la face occlusale de la mandibule de *Q. simplicidens* (*a*) et *Q. tenebrosum* (*b*). Phosphorites du Quercy. Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



1a

1b

P_4

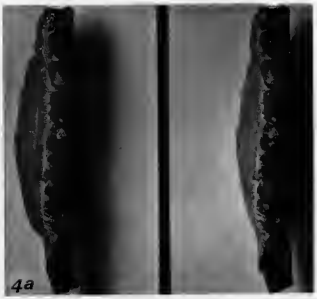
2a

2b

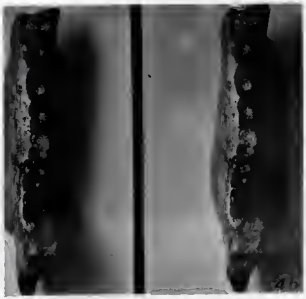
P_3

3a

3b



4a



4b

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Quercytherium simplicidens Lange-Badré et *Q. tenebrosum* Filhol.

1. — Crâne de *Q. simplicidens* (Qu 8642). Face dorsale (*a*) et face latérale droite (*b*). Cr. nat.
2. — Maxillaire de *Q. tenebrosum* (Qu 7646). Face latérale. Gr. nat.
3. — Face latérale droite de la mandibule de (*a*) *Q. tenebrosum* (Type. Qu 8644), (*b*) *Q. simplicidens* (coll. J. Piveteau). Cr. nat.
4. — Face linguale des mêmes.

Source : MNHN, Paris

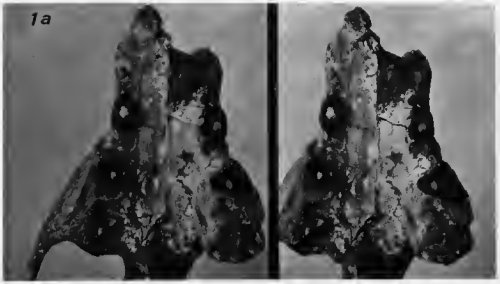
Source : MNHN, Paris

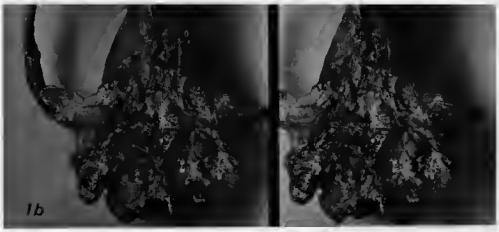
PLANCHE X

Quercytherium simplicidens Lange-Badré et *Q. tenebrosum* Filhol.

1. — Vue stéréoscopique de la voûte palatine (*a*) et de la région optique (*b*) de *Q. simplicidens* (Qu 8642). Gr. nat.
2. — Vue stéréoscopique de la face occlusale des prémolaires et des molaires supérieures de *Q. tenebrosum* (Qu 8646). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

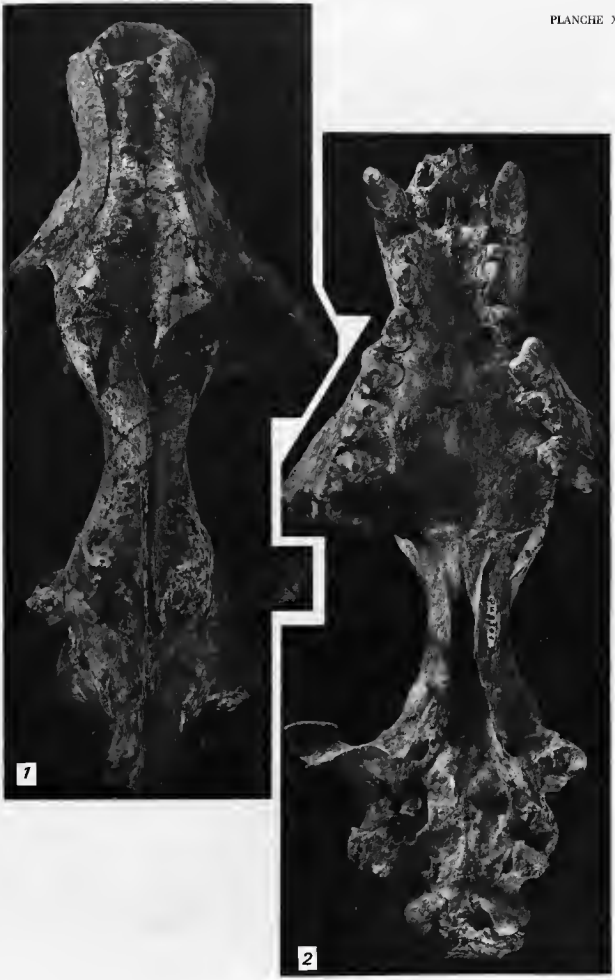
PLANCHE XI

Pterodon dasyuroides Blainville.

Crâne.

1. — Face dorsale (Qu 8301). Gr. nat.
2. — Face palatine (Qu 8301). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Pterodon dasyuroides Blainville.

Crâne.

1. — Face latérale droite (Qu 8301). Gr. nat.
2. — Face occipitale (Qu 8301). Gr. nat.
3. — Région otique (Qu 8301). × 2.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS
Collection - MNHN, Paris

PLANCHE XIII

Pterodon dasyuroides Blainville.

Mandibule.

1*a*. — Face occlusale (Qu 8301). Gr. nat.

1*b*. — Face latérale droite (Qu 8301). Gr. nat.

2. — Face occlusale (Qu 8736) montrant la persistance de l'alvéole de P_1 gauche. Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

Pterodon dasyuroides Blainville.

1. — Face endocrânienne de la région otique (Qu 8631). × 2.
2. — Maxillaire type de *Pterodon biincisivus* (Qu 8636) rapporté à *Pt. dasyuroides*. Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). Gr. nat.
3. — Fragments de maxillaires gauches (Qu 8737 et Qu 8669) appartenant aux variants, A (en haut *a*) et B (en bas *b*). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

2a

2b

3a

M3

3b

M3

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV

Paroxyaena galliae Martin et *Schizophagus dilatatus* Lange-Badré.

1. — *Paroxyaena galliae*. (PLV 564). Face palatine du paratype. Gr. nat.
2. — *Schizophagus dilatatus*. Type (BM 2359). Face occlusale. Gr. nat.
3. — *Paroxyaena galliae*. Face latérale gauche (coll. Lab. Actuozool., Univ. cath. Louvain, Belgique). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI

Parapterodon lostangensis gen. et sp. nov. ; *Paroxyaena galliae* Martin
et *Schizophagus dilatatus* Lange-Badré.

1. — Maxillaire type de *Parapterodon lostangensis* (coll. Lab. Pal. Vert. Pal. hum., Univ. P. et M. Curie). Face latérale (*a*), face palatine (*b*). Gr. nat.
2. — *Paroxyaena galliae*. Paratype. Vue stéréoscopique de la rangée dentaire gauche (coll. Lab. Actuozool., Univ. cath. Louvain, Belgique). Gr. nat.
3. — *Schizophagus dilatatus* (Qu 8735). Face linguale. Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVII

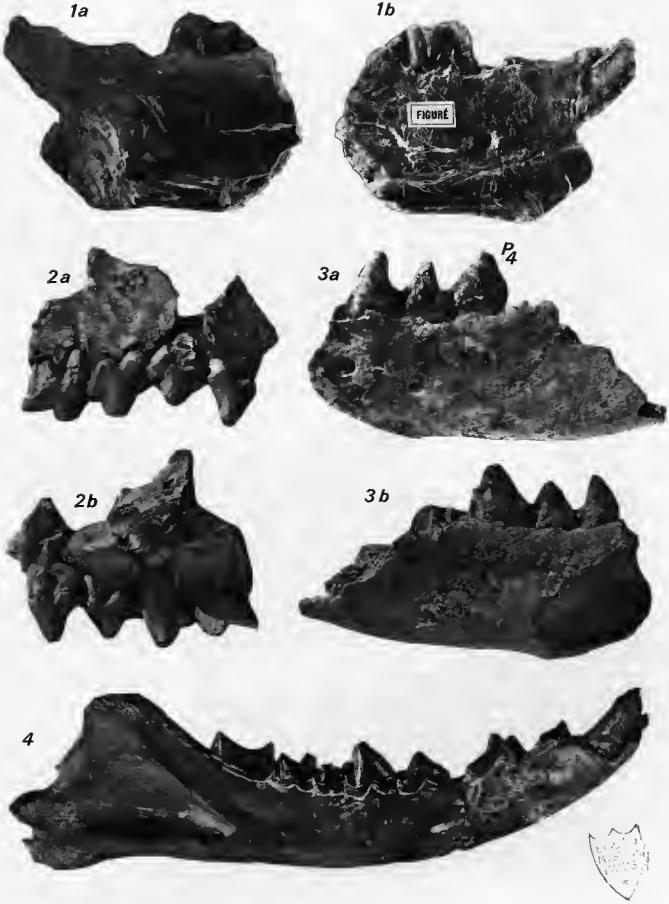
Hyaenodon requieni Gervais.

1. — Syntype portant P_4 cassée. Euzet-les-Bains. Face linguale (*a*) et face latérale (*b*). Gr. nat.
2. — Maxillaire droit portant P^2, P^3, P^4, M^1 (PRR 1396). Perrière (Lot). Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). Gr. nat.
3. — Fragment de mandibule gauche portant P_2, P_3, P_4 (PLV 84). Face latérale (*a*) et face linguale (*b*) (coll. Lab. Actuozool., Univ. cath. Louvain, Belgique). Gr. nat.

Hyaenodon leptorhynchus Laizer et Parieu.

4. — Mandibule type. Cournon. Face latérale droite (coll. Départ. Sc. Terre, Univ. Cl. Bernard, Lyon). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVIII

Hyaenodon gervaisi Martin.

1. — Face latérale gauche du museau (B.M. 7327) (coll. Brit. Mus. Nat. Hist.). Gr. nat.
2. — Mandibule droite (So 6-1). Face latérale droite, à P_4 « biaisée ». Gr. nat.
3. — Mandibule type. Saint-Henri (Bouches-du-Rhône). Face occlusale (*a*), face latérale gauche (*b*) (coll. Musée Longchamp, Marseille). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

1

3a

2

3b

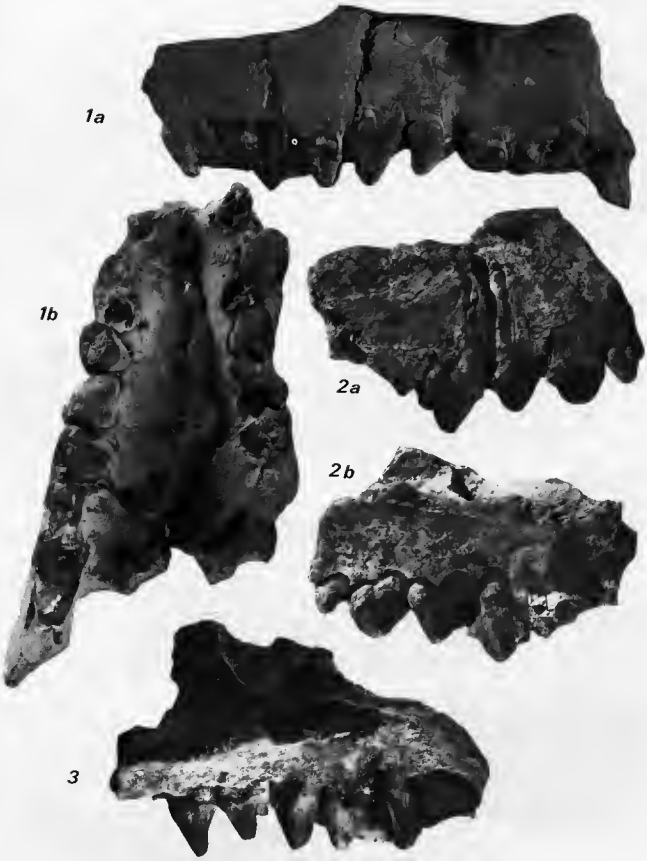
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIX

Hyaenodon gervaisi Martin.

1. — Maxillaire type. Saint-Henri (Bouches-du-Rhône). Face latérale droite (*a*) et face palatine (*b*). (Coll. Musée Longchamp, Marseille). Gr. nat.
2. — Maxillaire droit (QuC 903) anciennement type de *H. ambiguus*, Martin. Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). Gr. nat.
3. — Face linguale du maxillaire gauche (PQ1) dont le protocône de P^4 est tordu vers le métasyle. (Coll. Lab. Géol., Univ. St Charles, Marseille). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XX

Hyaenodon brachyrhynchus Blainville.

1. — Type. Rabastens, Tarn-et-Garonne. Face latérale droite (coll. Lab. Géologie, Univ. P. Sabatier, Toulouse). Gr. nat.
2. — Maxillaire (Qu 8564). Face latérale. Gr. nat.
3. — Hémandibule droite (Mo 40) portant dP_3, dP_4, M_1, M_2, rapportée à *H. brachyrhynchus*. Face latérale. Gr. nat.
4. — Hémandibule gauche (Mo 15). Face linguale (coll. Musée d'Histoire naturelle, Montauban). Gr. nat.
5. — Maxillaire (M 25075). Upper Headon Beds. Face linguale (coll. Brit. Mus. Nat. Hist.). × 2 env. Observer la profonde fossette sur le pseudamphicône de M^2.
6. — Mandibule type de *H. vulpinus* Gervais, rapportée à un très jeune individu de *H. brachyrhynchus*. Phosphorites du Quercy. Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXI

Hyaenodon heberti Filhol.

1. — Fragments droits du crâne et de la mandibule. Saint-Martin-de-Villeréal (coll. Lab. Géol., Univ. St-Charles, Marseille). × 1,3.
2. — Face linguale du type (PQ 8630). Gr. nat.

Hyaenodon leptorhynchus Laizer et Parieu.

3. — Mandibule type. Cournon. Face latérale gauche (coll. Départ. Sc. Terre, Univ. Cl. Bernard, Lyon). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

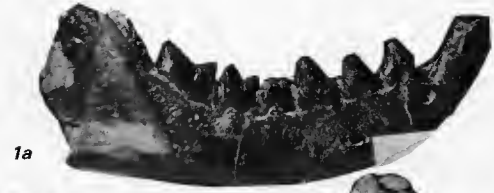
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXII

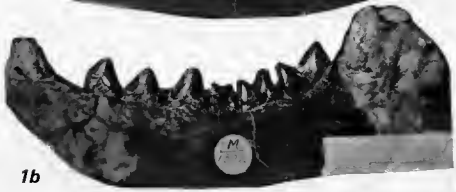
Hyaenodon minor Gervais.

1. — Mandibule droite, décrite par Cooper 1926, sous le nom de *H. aimi*. Upper Headon Beds. Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). Gr. nat.
2. — Mandibule type avec P_2, P_3, P_4, M_1, M_2, M_3 Euzet-les-Bains. Face linguale (*a*) et face latérale (*b*). Gr. nat.
3. — Crâne (PQ 8649). Face dorsale (*a*), et face latérale gauche (*b*). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



1a



1b

3a

2a

2b

3b

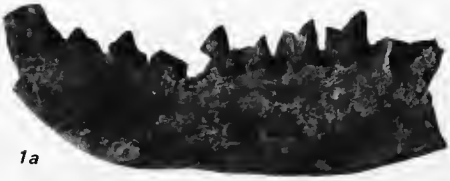
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXIII

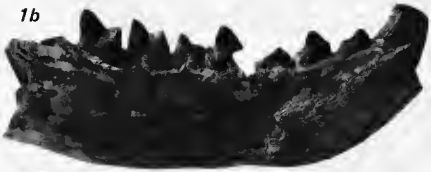
Paenoxyaenoides liguritor gen. et sp. nov. et *H. rossignoli* sp. nov.

1. — Mandibule syntype (PLV 151) de *Paenoxyaenoides liguritor*. Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). (Coll. Lab. Actuozoologie, Univ. cath. de Louvain, Belgique). Gr. nat.
2. — Mandibule syntype (PLV 90) de *Paenoxyaenoides liguritor*. Face linguale (*a*) et face latérale (*b*). Même lieu de conservation. Gr. nat.
3. — Crâne type de *Hyaenodon rossignoli* (Qu B648). Face latérale droite. Gr. nat.
4. — Mandibules de *H. rossignoli*. Faces linguale (*a*) et latérale gauche (*b*) de Mo 39 portant P_2, P_3, P_4, M_1 et M_2 ; face latérale droite du type (*c*). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



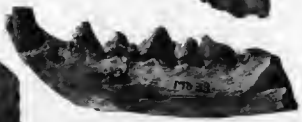
1a



1b

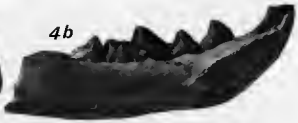
3

2a



4a

2b



4b

4c

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXIV

Hyaenodon dubius Filhol et *Hyaenodon cayluxi* Filhol.

1. — *H. dubius*. Fragment de museau (ITD 343) en vue latérale droite. Itardios, Lot (coll. Lab. Paléont. Vert. Pal. hum., Univ. P. et M. Curie, Paris). Gr. nat.
2. — *H. cayluxi* rapportée à *leptorhynchus*. Mandibule type. Phosphorites du Quercy. Face latérale gauche (*a*) et face linguale (*b*). Gr. nat.
3. — *H. dubius*. Mandibule type. Phosphorites du Quercy. Face linguale (*a*) et face latérale gauche (*b*). Gr. nat.
4. — Radiographie de la mandibule type de *H. heberti*. Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXV

Hyaenodon dubius.

1. — Mandibule. Ronzon. Faces occlusale (*a*) et latérale gauche (*b*) (M.N.H.N.). Gr. nat.
2. — Crâne. Ronzon. Face latérale droite (M.N.H.N). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

1a

1b

2

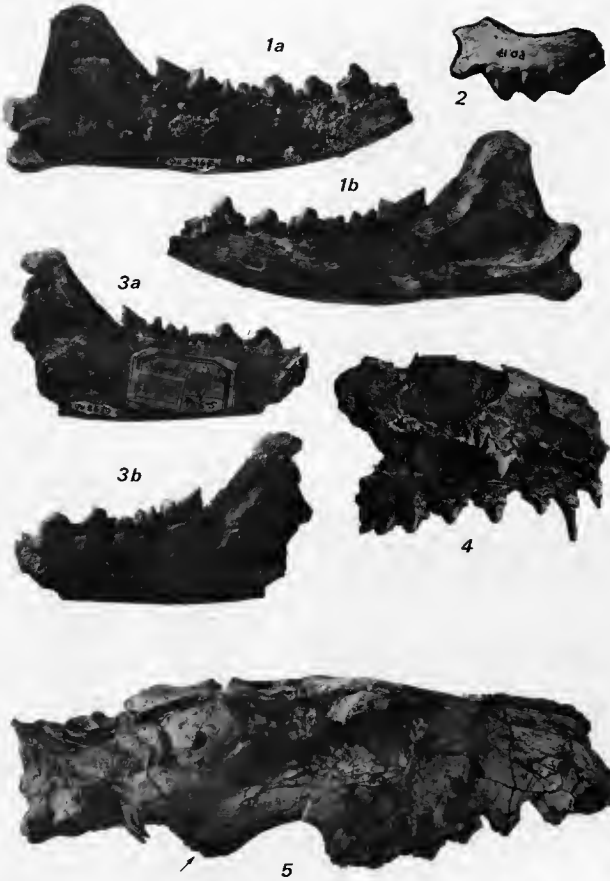
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXVI

Hyaenodon exiguus Gervais.

1. — Mandibule (Qu 8467) portant la série dentaire complète de P_2 à M_3. Face linguale (*a*) et face latérale (*b*). Gr. nat.
2. — Fragment de maxillaire gauche (PD 17). Pech Desse (Lot). Face buccale montrant l'extension de la base de M^2 recouvrant partiellement le métastyle de M^1. Gr. nat.
3. — Mandibule type (Qu 8639). Face linguale (*a*) et face latérale (*b*). Gr. nat.
4. — Fragment de museau (Gaylux 33) montrant la réduction du protocône de P^4. Musée d'Histoire naturelle de Genève). Gr. nat.
5. — Crâne (PQ 1). Vue latérale droite montrant les apophyses ptérygopalatines. (Lab. Géol., Univ. St Charles, Marseille). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXVII

Hyaenodon filholi Martin.

1. — Crâne (Mo 18). Vue stéréoscopique de la face palatine. Gr. nat.
2. — Mandibule type (Qu 8661). Vue stéréoscopique de la face occlusale. Gr. nat.
3. — Mandibule type (Qu 8661). Face latérale (*a*), face linguale (*b*). Gr. nat.
4. — Mandibule (PQ 17) portant la série dentaire jugale complète. Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). (Coll. Lab. Géol., Univ. St-Charles, Marseille). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXVIII

Consobrinus quercyi gen. et sp. nov.

Crâne type (Qu 8652). Face palatine (fig. 1) et face latérale gauche (fig. 2). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

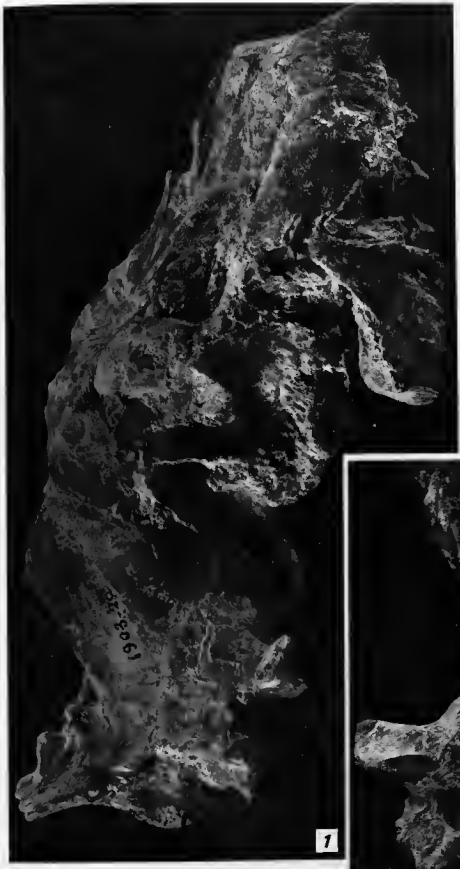
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXIX

Consobrinus quercyi gen. et sp. nov.

Holotype MNHN (Qu 8652). Face latérale droite (fig. 1) et arrière-crâne (fig. 2). Gr. nat.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

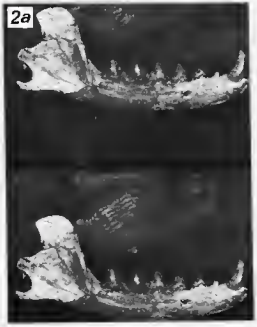
PLANCHE XXX

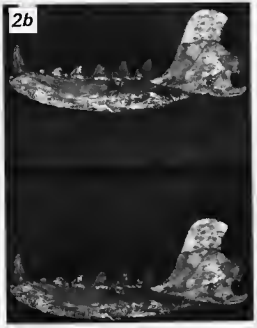
Thereutherium thylacodes Filhol.

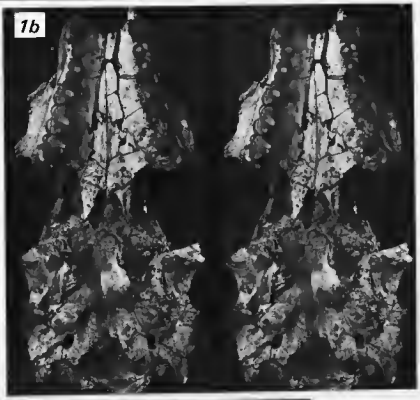
Vues stéréoscopiques :

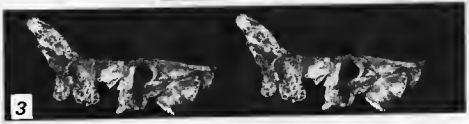
1. — Crâne (Qu 8590). Face dorsale (*a*) et face ventrale (*b*). × 2.
2. — Mandibule (ITD 438). Face latérale (*a*) et face linguale (*b*). × 2.
3. — Face endocrânienne du périotique et du squamosal (Qu 8587). × 2.

Source : MNHN, Paris









Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 011 6 66

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

7 MAR 1980

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris